

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL I (ZOOLOGIA)  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLOGICAS  
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID



X-53-360621-6

*Variaciones morfológicas y condición física de Sylvia  
atricapilla en la Península Ibérica*

*Memoria presentada por el licenciado Roberto Carbonell Alanís  
para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas, dirigida por el  
Dr. José Luis Tellería Jorge*

*Septiembre 1998*

*Roberto Carbonell  
el Doctorando*

*José Luis Tellería  
V. B. del Director*



BIBLIOTECA

*a mis padres*

*y a la memoria de Pablo*

## INDICE

AGRADECIMIENTOS .....	1
Capítulo 1. INTRODUCCIÓN .....	2
Introducción .....	3
Objetivos .....	10
Bibliografía .....	12
Figuras .....	14
Capítulo 2. SELECCIÓN Y USO DEL HÁBITAT POR CINCO POBLACIONES IBÉRICAS DE CURRUCA CAPIROTADA ( <i>SYLVIA ATRICAPILLA</i> ) .....	17
Resumen .....	18
Summary .....	19
Introducción .....	20
Material y métodos .....	22
Area de estudio .....	22
Censos .....	23
Selección y uso del hábitat .....	23
Resultados .....	25
Discusión .....	26
Agradecimientos .....	28
Bibliografía .....	29
Tablas .....	31
Figuras .....	34
Apéndice .....	37
Capítulo 3. VARIACIONES MORFOMÉTRICAS DE CINCO POBLACIONES DE CURRUCAS CAPIROTADAS ( <i>SYLVIA ATRICAPILLA</i> ) IBÉRICAS .....	38
Resumen .....	39
Summary .....	40
Introducción .....	41
Material y métodos .....	44
Area de estudio .....	44
Censos y estructura del hábitat .....	46
Capturas y medidas .....	46
Análisis .....	47
Resultados .....	48
Distribución estacional de la abundancia y patrones migratorios .....	48
Tamaño corporal y peso .....	48
Caracteres morfométricos relacionados con el vuelo .....	49
Caracteres morfométricos relacionados con la alimentación .....	50
Discusión .....	51
Agradecimientos .....	55
Bibliografía .....	55

Tablas .....	59
Figuras .....	64
<b>Capítulo 4. INCREMENTO DE LA ASIMETRÍA DEL TARSO EN TRES POBLACIONES DE CURRUCAS CAPIROTADAS <i>SYLVIA ATRICAPILLA</i> RELACIONADO CON LA PROXIMIDAD AL LÍMITE DE SU DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. ....</b>	<b>70</b>
Resumen .....	71
Summary .....	72
Introducción .....	73
Material y métodos .....	74
Area de estudio .....	74
Capturas y medidas .....	75
Resultados y discusión .....	76
Agradecimientos .....	78
Bibliografía .....	79
Tablas .....	81
Figuras .....	82
<b>Capítulo 5. PTILOCRONOLOGÍA Y CARACTERÍSTICAS DE LAS PLUMAS COMO INDICADORES DE ESTRÉS EN CURRUCAS CAPIROTADAS (<i>SYLVIA ATRICAPILLA</i>) IBÉRICAS. ....</b>	<b>83</b>
Resumen .....	84
Summary .....	85
Introducción .....	86
Métodos .....	88
Area de estudio .....	88
Métodos de captura, medidas e índices de las plumas .....	89
Resultados .....	92
Discusión .....	93
Agradecimientos .....	95
Bibliografía .....	95
Tablas .....	98
Figuras .....	100
<b>Capítulo 6. VARIACIÓN REGIONAL DEL PESO DE LA CURRUCA CAPIROTADA (<i>SYLVIA ATRICAPILLA</i>) EN LA MITAD NORTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA. ....</b>	<b>101</b>
Resumen .....	102
Summary .....	103
Introducción .....	104
Material y métodos .....	105
Area de estudio .....	105
Capturas y toma de datos .....	106
Análisis de datos .....	106
Resultados .....	107
Discusión .....	109
Agradecimientos .....	111

Bibliografía .....	111
Tablas .....	114
Figuras .....	116
 Capítulo 7. CONDICIÓN FÍSICA DE POBLACIONES MARGINALES DE CURRUCAS CAPIROTADAS ( <i>SYLVIA ATRICAPILLA</i> ) IBÉRICAS. ....	117
Resumen .....	118
Summary .....	119
Introducción .....	120
Material y métodos .....	122
Area de estudio .....	122
Capturas y medidas .....	123
Índices de condición corporal .....	123
Análisis de datos .....	126
Resultados .....	127
Discusión .....	129
Agradecimientos .....	133
Bibliografía .....	133
Tablas .....	137
Figuras .....	140
 Capítulo 8. DISCUSIÓN, CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS .....	142
Bibliografía .....	148

## AGRADECIMIENTOS

Por fin llegó el momento de los agradecimientos que aunque sea lo primero que se lee es lo último que se escribe. Muchos han sido los que han hecho posible que llegue a este punto, bien ayudando en el campo, en el despacho o simplemente tratando de mantener la cordura del doctorando, aunque no se si siempre con éxito. Así que aquí va una sarta de agradecimientos en donde espero no olvidarme a nadie.

En la primera etapa de mi formación de postgrado estuvieron Juan Carlos Atienza, Gema Farinós, Graciela Gómez y Fernando Pulido con los que compartí las ilusiones de recién licenciado y los líos del berenjenal donde nos estábamos metiendo.

Especial mención tengo que hacer a mis compañeros del *impactante Proyecto Icona*: Emilio Virgós, Marino López de Carrión, Paco García y más adelante JuanMa de Alba y Cesar Luis Alonso, con los que compartí muchas jornadas de campo meseteñas y largas sobremesas.

Por otro lado están los Doctores Díaz, Pepe y Mario, y el Sr. Santos, alias Tomás, que siempre estuvieron dispuestos a aguantarme, fueron pacientes conmigo y me resolvieron la infinidad de preguntas de toda índole que les hice.

A Emilio tengo que agradecerle su colaboración incondicional a lo largo de todos estos años. Hemos compartido buenos y ajetreados momentos meseteños, lermeyos,... a la vez que remendado el mundo en esos largos viajes a bordo de 4L. 4L que nos llevó por toda la *Península*, sin dar problemas, dejándonos salir de los barrizales y campos de ajos donde lo metimos. Ahí va un recuerdo para esa *tremenda máquina*.

En la fase final de la tesis se han incorporado (no se si voluntariamente) al grupo de afortunados (más bien desafortunados) revisores de enésimos borradores Jesús García (Txuso el *espalda-mojada* de la nueve), Esteeeeban Fernández (el *Churutense*) y Javi Pérez. Carlos I, Torres V y sus amigos Pampero, Trampero y Fariña, facilitaron la comunicación entre los miembros del equipo a través de <http://www.cuchipanda.com>.

Inés, desde su exilio de Cambridge, apoyó, fotocopió y atendió a todas mis peticiones protestando solo un poquito.

Juan Antonio, compañero y amigo donde los haya, a estado implicado en esta tesis tanto como le he pedido, lo cual no ha sido poco. Por su atención, su dedicación, por su apoyo y, sobre todo, por escucharme con esa paciencia suya, mil gracias.

Todos mis amigos ayudaron en asuntos muy dispares y de toda índole, muchos fueron reclutados para salir a por las *bichas*. Así que me acuerde,... Ramón, Benja, Salva e Isma en el barrio, Rafa, Juan, Eva y sus vinos, Piedad y Marga por otro lado, en Gallegos Dani, Eladio, José Luis y Manu y en la colonia *charra* de Madrid, Arantxa, Maite, Marisol y Maitechu.

A José Luis Tellería (*Telle*), no sólo tengo que darle las gracias por escucharme y atenderme cuando le asalté de estudiante suyo, sino porque ha sido el motor de esta tesis. En ella ha estado implicado en todas sus etapas y sin su entusiasmo y redomado optimismo todo hubiera sido más difícil.

Esta Tesis doctoral es una contribución al Proyecto "Relaciones entre fragmentación forestal y biología de vertebrados terrestres" (PB92-0238) de la Dirección General de Investigación Científico y Técnica del MEC, que sufragó todos los gastos de intendencia que se originaron.

Mi Familia ayudó siempre que se lo pedí y cuando no fue así, también. Ellos siempre han estado detrás para lo que hiciera falta y su apoyo y el hecho de que me mantuvieran estos años han permitido que me dedicara a esta tesis. A ellos, MI MEJOR BECA, se debe el que haya llegado a este punto.

*Capítulo 1*

**INTRODUCCIÓN**

## INTRODUCCIÓN

La distribución espacial de las especies es quizás uno de los objetivos de estudio básicos en ecología y biogeografía. De hecho, se ha considerado que la cuestión más simple que uno puede plantearse en ecología es “porqué una especie en particular está presente en unos lugares y ausente en otros” (Krebs, 1978). La explicación más habitual suele ser que la tolerancia ecológica de la especie dicta las situaciones ambientales que puede ocupar y según estas condiciones se distribuyan en el espacio, determinará los lugares que ocupa. La lista de causas que determinan el área y los límites de la distribución de los organismos es amplia. Cody (1983) la resume en seis puntos, ampliada a nueve por Wiens (1989a). Estos son la falta de hábitat adecuado, las barreras que impiden la dispersión a un área, las interacciones competitivas con especies próximas o ecológicamente similares, la competición difusa con otras especies, la ausencia de recursos críticos, la existencia de áreas adecuadas tan pequeñas que no permiten mantener poblaciones viables, los factores climáticos que producen estrés fisiológico, los factores históricos y el azar. Es frecuente suponer, por tanto, que los límites de distribución representan un punto a partir del cual la existencia o el establecimiento de poblaciones viables es imposible por la incidencia negativa de alguna o varias de estas causas, algo particularmente obvio cuando la distribución de un organismo marino o terrestre alcanza la costa. Cuando las fronteras no aparecen de este modo brusco, es frecuente pensar que se debe a la falta de hábitats adecuados, por acción de algún limitante climático o ambiental más sutil.

Para entender la configuración de los márgenes de la distribución de los organismos, hay que abordar las causas que determinan su distribución desde una perspectiva ecológica. Pero, también hay que analizarla desde una perspectiva evolutiva



e histórica, para entender porqué las poblaciones que se encuentran próximas a la periferia de su distribución no se adaptan a las condiciones en que habitan y, por tanto, se expanden hacia las regiones adyacentes.

El enfoque ecológico ha sido ampliamente utilizado. En un primer momento los estudios se centraron más en las interacciones bióticas (MacArthur, 1972), aunque, según parece, estos procesos tienen mayor incidencia en las poblaciones centrales que en las periféricas, donde otros factores como los climáticos, pueden ser más relevantes a la hora de delimitar la presencia de una especie (Hoffmann & Blows, 1994). Aunque en términos generales se considera que la incidencia de los factores abióticos aumenta con la latitud, mientras que los factores bióticos limitarían la distribución a latitudes bajas (Brown, *et al.*, 1996), hay que tener en cuenta el efecto de escala. Parece ser que, a la hora de determinar la distribución de una especie, la incidencia de los procesos competitivos y otros factores bióticos es a escala local, mientras que los factores climáticos es a escalas geográficas (Wiens, 1989b). Un ejemplo al respecto lo tenemos en las restricciones fisiológicas descritas para interpretar la distribución de los pájaros de Norte América, que parece estar condicionada por las restricciones de termorregulación y, en última instancia, por la disponibilidad de alimento (Root 1988a, b; ver Repasky, 1991 para un posterior análisis de los datos de Root). Parece aparente, por tanto, que los factores fisiológicos pueden jugar un papel determinante en la distribución de muchas especies, restringiendo y regulando las áreas que ocupan.

Un patrón ampliamente descrito y que ha llegado a considerarse una teoría general en la distribución de los organismos, es que las densidades de una especie alcanzan los valores más altos en las porciones centrales de su distribución, disminuyendo hacia su periferia (Brown, 1984). Este modelo general de la distribución

de densidades está planteado para especies que dependen de muchas variables con gradientes espacialmente autocorrelacionados. Mantienen así las mayores densidades aquellos lugares con un mayor solapamiento de los factores ambientales favorables, mientras que tienden a rarificarse en aquellos puntos cuya combinación de dichos factores son menos adecuados para la especie (Brown, 1984).

La distribución de una especie puede estar marcada por la historia. Los factores históricos pueden ser estudiados tanto a escala temporal geológica, como a escala histórica. Desde el primer punto de vista se han abordado muchos estudios para entender la distribución actual de los organismos (ver Brown & Gibson, 1983 para una revisión). Sin embargo, los cambios de distribución a escala histórica son especialmente difíciles de estudiar ya que son escasos o incompletos los datos históricos de distribución. Hay que tener en cuenta que el área que ocupa una especie tiene un carácter dinámico (Brown, *et al.*, 1996; Curnutt, *et al.*, 1996), donde las poblaciones tienen diferente riesgo de extinción dependiendo de lo céntrica o periférica que sea (Lennon, *et al.*, 1997).

La aproximación evolutiva, por otro lado, encuentra numerosos problemas para su estudio empírico. Desde el punto de vista teórico, se ha demostrado que la dispersión de los individuos de una especie presenta efectos antagonistas en su distribución. Aunque favorece la colonización de nuevos lugares, también causa un flujo de individuos, y por tanto de genes, que frustran las adaptaciones locales. De este modo, en los modelos de dispersión en los que ésta se da al azar, se produce un flujo de individuos desde las regiones con alta densidad hacia las menos densas. Por tanto, si las poblaciones centrales mantiene mayores densidades que las periféricas, se verán impedidos los eventuales procesos de adaptación en estas últimas (Kirkpatrick & Barton, 1997; ver sin embargo Holt, 1996). Desde esta perspectiva, las poblaciones periféricas difícilmente podrán

adaptarse a las condiciones marginales en que habitan, viéndose tal vez impelidas al papel de sumideros demográficos.

En una gran cantidad de estudios, los patrones de distribución se delimitan por los lugares donde las especies están presentes y donde éstas son ausentes. Sin embargo, como hemos visto antes, la abundancia puede variar a lo largo de la distribución geográfica de la especie (ver Brown, *et al.*, 1996 para una revisión). El modo en como varía el patrón de abundancias de una especie puede ayudarnos a conocer los procesos que actúan regulando su distribución y delimitan sus fronteras (Curnutt, *et al.*, 1996). Otros aspectos, como la estructura espacial de la población, los movimientos de los individuos entre poblaciones, deben ser tenidos en cuenta. En definitiva, pocos estudios han abordado la distribución de los organismos con un enfoque más dinámico, de interrelaciones entre poblaciones, como son los modelos de metapoblacionales (Sjögren, 1994; Lennon, *et al.*, 1997). De este modo, el modelo de distribución de la densidad planteado por Brown (1984) también se podría encontrar en una especie que, manteniendo una estructura de metapoblaciones, esté sujeta a un gradiente de probabilidad de extinción desde el centro de su distribución hacia la periferia de la misma. Con esta interpretación se amplía las generalizaciones de Brown ya que un único factor valdría para marcar dicho patrón de distribución de la densidad (Lennon, *et al.*, 1997). Sin embargo, hay numerosas excepciones a esta distribución teórica. En la mayoría de los casos, la textura de la distribución y la abundancia es normalmente más compleja que el gradual declive de las densidades desde las poblaciones centrales a las periféricas, siendo más común, si no la norma, los patrones multimodales de abundancia (Wiens, 1989a; Brown, 1995).

Tanto en Norte América como en Europa se han estudiado las variaciones geográficas de las densidades en diferentes especies de aves (Emlen, *et al.*, 1986; Tellería & Santos, 1993; Curnutt, *et al.*, 1996). Se han descrito tanto patrones de reducción de la densidad a medida que aumenta la distancia del centro de distribución como patrones multimodales. La interpretación que se ha dado a la distribución multimodal es que el área ocupada por una especie estaría compuesta por una serie de zonas con hábitats adecuados, donde la tasa intrínseca de crecimiento ( $r$ ) de la población será positiva (pero no necesariamente más densa), rodeados por áreas con  $r$  igual o menor de cero. De este modo, tendremos una serie de sectores, dentro de la distribución de la especie, que actuarán como productores y exportadores netos de individuos, que sostienen otras poblaciones que se mantendrán como sumideros demográficos (ver Lawton, 1996 para una revisión). Sería necesario, por tanto, estudiar la tasa intrínseca de crecimiento de la población u otros parámetros demográficos para conocer qué procesos son los que están actuando y ver si se ajustan a los patrones multimodales en la densidad como reflejo de la complejidad interna en la calidad de sus poblaciones.

Si la distribución discontinua de las condiciones ambientales puede determinar el tipo de distribución multimodal de las densidades de una especie (Tellería & Santos, 1994; Brown, *et al.*, 1996; Lawton, 1996), también se podrá esperar el mismo patrón de distribución de sus parámetros demográficos, cambiando en respuesta a las variaciones de las condiciones climáticas, a los tipos de hábitat y a la disponibilidad de recursos. A pesar del interés que tiene el estudio de las variaciones geográficas de los parámetros demográficos de una especie, pocos estudios los han abordado directamente (ver Randall, 1982; Rogers & Randolph, 1986; Caughley, *et al.*, 1988), centrándose, en término general, en abordar los patrones de abundancia a pesar de que la densidad no es

siempre un fiel reflejo de la calidad de las poblaciones (van Horne, 1983; Bernstein *et al.*, 1991; Vickery *et al.*, 1992). Tal vez, la aproximación más precisa sería abordar el estudio de la tasa intrínseca de crecimiento, pero debido a la dificultad de estimarla en trabajos de campo, otras aproximaciones deberían ser planteadas. Hoffmann y Blows (1994) proponen el estudio de las condiciones en las que habitan las diferentes poblaciones de una especie a lo largo de su distribución mediante el estudio de la condición física de sus individuos. Algunos índices ya han demostrado su utilidad en éste tipo de aproximaciones. Este es el caso de la asimetría fluctuante, una medida de la estabilidad durante el desarrollo que aumenta hacia las poblaciones periféricas, donde se encontrarán condiciones ambientales más severas, o al menos, distintas a aquellas en las que habita el grueso de la población (Parsons, 1992; Møller, 1995).

A pesar del interés que tiene conocer los patrones de variación geográfica de la condición física de los organismos (Hoffmann & Blows, 1994), son escasos los estudios que se han llevado a cabo sobre este particular (ver, Carter & Prince, 1985 en plantas; Rogers & Randolph, 1986 en insectos; Caughley, *et al.*, 1988 en mamíferos). Además, hay pocos ejemplos bien documentados en aves, algo sorprendente si tenemos en cuenta que probablemente haya más información sobre este grupo de animales que sobre cualquier otro (ver Lawton, 1996 para una revisión).

La avifauna forestal paleártica parece tener su óptimo ecológico en los bosques caducifolios del centro de Europa, disminuyendo su abundancia y diversidad hacia el sur (Herrera, 1980; Blondel, 1986). La península Ibérica se encuentra en el extremo suroccidental del Paleártico y en ella se encuentra el margen meridional del área de distribución de muchas de estas aves forestales. De hecho, se ha descrito la comunidad de aves de sus bosques como una muestra empobrecida de la avifauna paleártica

(Herrera, 1980; Blondel, 1984). La escasa frecuencia de estas aves forestales en los bosques mediterráneos podría ser debida a la localización periférica de la Península y a sus peculiares condiciones climáticas a las que las aves forestales paleárticas no estarían bien adaptadas (Blondel, 1986). Su situación geográfica en el extremo sur del Paleártico y las evidencias que existen de los efectos de su situación periférica sobre la comunidad de aves forestales, la convierten en un escenario adecuado para abordar el estudio de los patrones de condición física de estas aves hacia el límite de su distribución.

En la península Ibérica y probablemente también en el resto de las penínsulas mediterráneas, las variables que mejor definen el patrón de densidades de los passeriformes forestales paleárticos son la distancia al centro de su área de distribución y las precipitaciones medias anuales (Tellería & Santos, 1994). Se ha detectado que alguna de estas especies no se ajusta a un modelo de *rampa* (ver Caughley, *et al.*, 1988), de descenso de las densidades a medida que nos alejamos de las poblaciones centrales, sino que muestran un claro patrón multimodal (Tellería & Santos, 1993).

Una de estas especies con patrones multimodales en su abundancia, es la Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*; ver Fig. 1). La Curruca está ampliamente distribuida por el Paleártico (Fig. 2), siendo una especie migradora en gran parte de su distribución (Cramp, 1992). Dentro de la península Ibérica, es frecuente en su tercio norte, mientras que en el resto ocupa los bosques frescos de los sistemas montañosos y las formaciones arbustivas y arbóreas de los sotos fluviales (Purroy, 1997). En la Península Ibérica, la Curruca Capirotada tiene dos estrategias de ocupación estacional del territorio. Por una lado, y como ocurre en buena parte de centro Europa (Cramp, 1992), mantiene poblaciones migradoras que ocuparían la mitad norte peninsular. Por otro lado, las Curruca que ocupan el tercio sur de la Península tendrían un carácter sedentario

(Cuadrado, 1994). Por tanto, no sólo mantienen una distribución multimodal de su densidad, sino que presenta poblaciones con diferentes estrategias de ocupación estacional del territorio.

Con el fin de abordar los objetivos de la presente Memoria Doctoral, hemos seleccionado cinco áreas de estudio (ver Fig. 3) representativas de los medios que ocupa la Curruca Capirotada en la península Ibérica (Purroy, 1997). Tres de ellas ubicadas en la mitad norte peninsular y ocupadas por la fracción migradora de las Currucas ibéricas, y dos en el extremo sur, ocupadas por la fracción sedentaria. De las tres localidades del norte, una se encuentra en el límite sur de la región Eurosiberiana y las otras dos dentro de la región Mediterránea. Las dos localidades de Currucas sedentarias se encuentran en los bosques de las sierras costeras del sur de Cádiz y en los valles de los arroyos que desembocan al mar (ver Fig. 3).

## OBJETIVOS

La Curruca Capirotada puede ser, por lo expuesto anteriormente, un buen modelo para ser estudiado en sus poblaciones periféricas. El hecho de que concurran en la Península dos poblaciones diferentes, una con claro comportamiento migrador y otra sedentaria, podría llevar consigo diferencias en su patrón de selección de hábitat. Por otro lado, también es previsible que estas dos poblaciones difieran en su morfología al mantener patrones tan contrastados en su ocupación espacial, especialmente en el caso de las Currucas migradoras que tienen que asumir los costes de los desplazamientos estacionales entre localidades de cría y de invernada. Esta situación, donde encontramos dos poblaciones diferentes en la periferia de su distribución, nos permite el estudio de la condición física tanto en las poblaciones periféricas de la fracción migradora, como en la

población sedentaria. Asumiendo que la fracción migradora, que ocupa el centro y norte de la Península, se encuentra en un área marginal del grueso de la población de las Currucas migradoras europeas, analizamos el eventual deterioro de la condición física en las localidades más xéricas y meridionales. Por otro lado, estudiamos si las Currucas sedentarias del área meridional presentan una condición física peor que las del norte (como correspondería al patrón arriba expuesto) o, por el contrario y por causa de su hipotético aislamiento reproductor y adaptación a las condiciones locales, presentan una condición física equivalente a las poblaciones migradoras del norte de la Península Ibérica.

La presente tesis pretende estudiar las Currucas Capirotadas en el extremo sur de su distribución desde tres enfoques diferentes.

En primer lugar estudiamos la selección de hábitat como una aproximación básica al estudio de las Currucas ibéricas. Analizamos el patrón de selección en diferentes localidades con el fin de ver si existen diferencias que nos permita comprender los resultados de los siguientes capítulos.

En segundo lugar, estudiamos la morfometría de las Currucas ibéricas, para ver si existen diferencias entre las poblaciones migradoras y sedentarias. Hacemos hincapié en los complejos funcionales del vuelo y de la alimentación, para poder interpretar el origen y la relación de estas poblaciones.

En tercer lugar, abordamos el estudio de la condición física de las Currucas.

Por un lado, estudiamos la población de Currucas migradoras para ver si existe un deterioro de la condición física de las poblaciones hacia la periferia de su distribución.

Por otro, comparamos la condición física de las Currucas migradoras con la de las Currucas sedentarias.



## BIBLIOGRAFÍA

- BERNSTEIN, C., KREBS, J. R. & KACELNIK, A. 1991. Distribution of birds amongst habitats: theory and relevance to conservation. En C. M. Perrins, J. D. Lebreton & G. J. M. Hiron (Eds.) *Bird population studies: relevance to conservation and management*. Oxford University Press, New York. pp: 317-345.
- BLONDEL, J. 1984. Avifaunes forestières méditerranéennes: histoire des peuplements. *Aves*, 21: 209-226.
- BLONDEL, J. 1986. *Biogéographie Evolutive*. Masson, Paris.
- BROWN, J. H. & GIBSON, A. C. 1983. *Biogeography*. Mosby Company, St. Luis.
- BROWN, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 255-279.
- BROWN, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press. Chicago.
- BROWN, J. H., STEVENS, G. C. & KAUFMAN, D. M. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 27: 597-623.
- CANTOS, F. J. 1995. Migración e invernada de la Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*) en la Península Ibérica. *Ecología*, 9: 425-433.
- CARTER, R. N. & PRINCE, S. D. 1985. The geographical distribution of prickly lettuce (*Lactuca serriola*). I. A general survey of its habitat and performance in Britain. *Journal of Ecology*, 73: 27-38.
- CAUGHLEY, G., GRICE, D., BARKER, R. & BROWN, B. 1988. The edge of the range. *Journal of Animal Ecology*, 57: 771-785.
- CODY, M. L. 1983. The land Birds. En Case, T. J. & Cody, M. L. (eds). *Island Biogeography in the Sea of Cortez*. Berkley, University of California Press. pp. 210-245.
- CRAMP, S. (ed.) 1992. *The Birds of the Western Palaearctic*. Vol VI. Oxford University Press, Oxford.
- CUADRADO, M. 1994. Site-tenacity and life-time expectancy of resident and overwintering Blackcaps *Sylvia atricapilla* in the Mediterranean. *Ringling & Migration*, 15: 58-59.
- CURNUTT, J. L., PIMM, S. L. & MAURER, B. A. 1996. Population variability of sparrows in space and time. *Oikos*, 76: 131-144.
- EMLÉN, J. T., DEJONG, M. J., JAEGER, M. J., MOERMOND, T. C., RUSTERHOLZ, K. A. & WITE, R. P. 1986. Density trends and range boundary constraints of forest birds along a latitudinal gradient. *Auk*, 103: 791-803.
- HERRERA, C. M. 1980. Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes. *Doñana Acta Vertebrata*, 7: 1-340.
- HOFFMANN, A. A. & BLOWS, M. W. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 223-227.
- HOLT, R. D. 1996. Adaptive evolution in source-sink environments: direct and indirect effects of density-dependence on niche evolution. *Oikos*, 75: 182-192.
- KIRKPATRICK, M. & BARTON, N. H. 1997. Evolution of a species' range. *American Naturalist*, 150: 1-23.
- KREBS, C. J. 1978. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 2nd edn. Harper and Row, New York.
- LAWTON, J. H. 1996. Population abundances, geographic ranges and conservation: 1994 Witherby Lecture. *Bird Study*, 43: 3-19.

- LENNON, J. J., TURNER, J. R. G. & CONNELL, D. 1997. A metapopulation model of species boundaries. *Oikos*, 78: 486-502.
- MACARTHUR, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. New York, Harper & Row.
- MØLLER, A. P. 1995. Patterns of fluctuating asymmetry in sexual ornaments of birds from marginal and central populations. *American Naturalist*, 145: 316-327.
- PARSONS, P.A. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity*, 68: 361-364.
- PURROY, F. J. (Coor.). 1997. *Atlas de las Aves de España*. Lynx Edicions. Barcelona.
- RANDALL, M. G. M. 1982. The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. *Journal of Animal Ecology*, 51: 993-1016.
- REPASKY, R. R. 1991. Temperature and the northern distribution of wintering birds. *Ecology*, 72: 2274-2285.
- ROGERS, D. J. & RANDOLPH, S. E. 1986. Distribution and abundance of tsetse flies (*Glossina* spp.). *Journal of Animal Ecology*, 55: 1007-1025.
- ROOT, T. 1988a. Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography*, 15:489-505.
- ROOT, T. 1988b. Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology*, 69: 330-339.
- SJÖGREN, P. 1994. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog, *Rana lessonae*. *Ecology*, 75: 1357-1367.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1993. Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border? *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- VAN HORNE, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*, 47: 893-901.
- VICKERY, P. D., HUNTER, M. I. & WELLS, J. V. 1992. Is density an indicator of breeding success? *Auk*, 109: 706-710.
- WIENS, J. A. 1989a. *The ecology of bird communities. Foundations and patterns*. Cambridge, University Press.
- WIENS, J. A. 1989b. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 355-397.

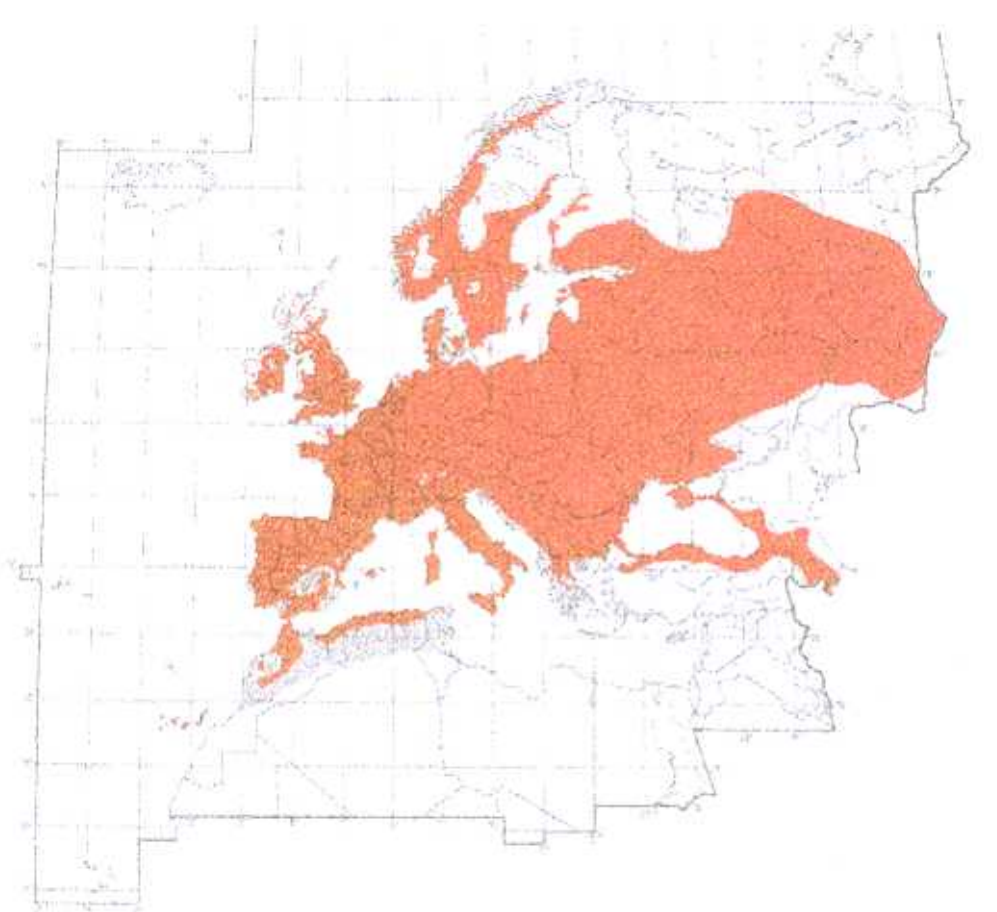


Fig. 1. Distribución de la Curruca Capirotada en el Paleártico Occidental (Cramp, 1992). Se señala en rojo el área de cría, en gris el de invernada y en oscuro las zonas donde solapan ambas.

[The geographic range of Blackcaps in western Palearctic (Cramp, 1992). Breeding area is showed in red, wintering area in grey and where overlap in dark ]

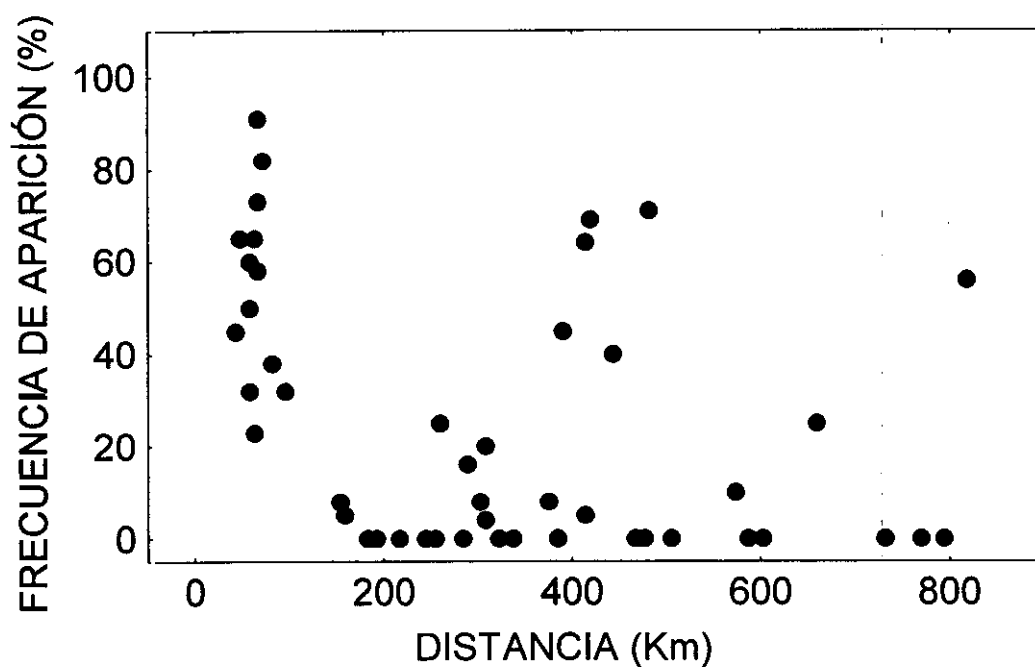


Fig. 2. Distribución de la abundancia (frecuencia, ver Tellería & Santos, 1993) de la Curruca Capirotada en 58 bosques localizados a lo largo de la península Ibérica desde los Pirineos (km 0) hasta su extremo sur (basado en Tellería & Santos, 1993).

*[Distribution of the abundance (frequency; see Tellería & Santos, 1993) of Blackcaps in fifty-eight forest located along spreading from Pyrenees (km 0) to the southernmost tip of Iberian peninsula]*

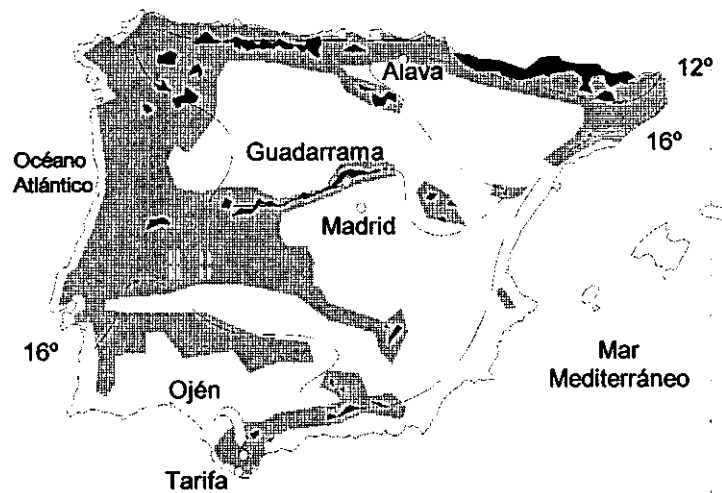


Fig. 3. Situación de las localidades de estudio. Se muestran las isothermas de las temperaturas medias anuales de 12°C y 16°C, y las áreas con precipitación media anual superior a 600 mm (zona sombreada). En negro las zonas montañosas.

*[Location of the study sites. Mean annual temperature isotherms for 12°C and 16°C and areas with mean annual precipitation over 600 mm (shaded) are shown. Black areas indicate mountains.]*

*Capítulo 2*

**SELECCIÓN Y USO DEL HÁBITAT POR CINCO POBLACIONES  
IBÉRICAS DE CURRUCA CAPIROTADA (*SYLVIA ATRICAPILLA*)**

*Selection and habitat use by five Iberian Blackcap (*Sylvia atricapilla*) populations.  
Ardeola 45 (1998): 1-10.*

RESUMEN.- *Selección y uso del hábitat por cinco poblaciones ibéricas de Curruca Capirotada (Sylvia atricapilla)*. En este trabajo se estudian cinco poblaciones de Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*) distribuidas en la península Ibérica de norte a sur. Analizamos si la especie presenta una misma selección de hábitat entre localidades y si esta selección da lugar a patrones similares en el uso del hábitat. Los resultados demuestran que las Curruclas seleccionaron siempre los tramos de bosque más denso, desarrollado y rico en arbustos, especialmente aquellos sectores con una mayor cobertura de zarzamoras (*Rubus* spp.). La asociación de las Curruclas con estos arbustos pudiera relacionarse con una mayor disponibilidad de recursos alimenticios, dado que caracterizan aquellos sectores del bosque donde la humedad del suelo puede compensar las limitaciones productivas de la sequía mediterránea. Podría relacionarse, también, con otros aspectos de la biología del ave (ej. lugar de nidificación). El uso del hábitat varió, sin embargo, entre poblaciones, ya que las Curruclas se ajustaron a las características del hábitat de cada localidad. Esto implicó diferencias en la estructura de los sectores ocupados en las diferentes localidades.

SUMMARY.- *Selection and habitat use by five Iberian Blackcap (Sylvia atricapilla) populations.* This paper studies five populations of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) distributed from north to south along the Iberian Peninsula. We analyse whether these Blackcap populations showed a similar pattern of habitat selection and whether habitat selection determine similar patterns of habitat use along the study gradient. Results show that all the study populations preferred forest tracts with well developed tree canopies and a dense shrub layer of plants species associated to wet substrates (e.g. blackberries *Rubus* spp.). The correlation between Blackcap abundance and cover of blackberries might be associated with higher food resource availability since moist grounds may attenuate the effects of the Mediterranean summer drought. In addition, it may be related to other specific requirements of the species (e.g. nesting sites). Habitat use by Blackcaps differed, however, among populations since they showed site-specific adjustments to the structure of local habitats.



## INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la selección de hábitat de las aves permiten conocer la forma en que determinados rasgos ambientales condicionan su abundancia u otros rasgos de su biología (Wiens, 1989; Morrison *et al.*, 1992; Manly *et al.*, 1993). Además de este objetivo básico, dichos estudios permiten generar modelos capaces de predecir los efectos de las modificaciones del hábitat sobre sus poblaciones (Morrison *et al.*, 1992). La utilidad de estos métodos suele depender, sin embargo, de la constancia espacial (o temporal) de los patrones de selección, pues los modelos generados en una localidad o en un momento dado, pueden ser inservibles en otras circunstancias (Morrison *et al.*, 1992). Sin embargo, y pese al interés teórico y aplicado de estos estudios, hay poca información empírica sobre los cambios en la selección de hábitat observados en las diferentes poblaciones de una misma especie y las eventuales implicaciones de estos cambios en el uso del hábitat (Wiens, 1989; Morrison *et al.*, 1992).

En este trabajo analizamos la selección de hábitat de la Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*) en cinco localidades de la Península Ibérica, distribuidas de norte a sur y representativas de los hábitats donde cría. Se trata de un pájaro forestal, de dieta insectívora y frugívora (Cramp, 1992), que es abundante durante la época de cría en el centro de Europa y en la Región Eurosiberiana Ibérica, pero que tiende a presentar una distribución más heterogénea en la Mediterránea, donde su distribución se restringe a bosques de ribera, montañas y ciertos sectores costeros húmedos (Tellería & Santos, 1993). Nuestro objetivo es comparar la estructura de la vegetación de los cinco hábitats estudiados (*disponibilidad*) con la estructura de los rodales de hábitat *usados* por las diferentes poblaciones (Manly *et al.*, 1993) con el fin de contrastar las siguientes hipótesis:

1) La selección de hábitat de las Curruclas es invariante a lo largo del gradiente geográfico latitudinal. Esto implica que, independientemente de las variaciones locales en la estructura general de la vegetación, seleccionarán siempre sectores del hábitat con unas características determinadas. Esta hipótesis puede dar lugar a dos predicciones: 1a) Si las Curruclas son muy selectivas usarán sectores que no diferirán en su estructura del hábitat entre localidades. 1b) Si, por el contrario, su selección del hábitat es más amplia, tenderán a seleccionar siempre un determinado tipo de vegetación aunque se adaptarán a su disponibilidad en cada localidad. Esto implica, por lo tanto, diferencias en la estructura media del hábitat usado entre localidades.

2) Las Curruclas cambian su selección de hábitat en una o varias localidades, lo que supondría cambios significativos en la estructura de la vegetación seleccionada. Esto puede deberse a modificaciones reales en su selección de hábitat derivadas de sus peculiares adaptaciones a las condiciones de cada localidad.

Las poblaciones de Curruclas ibéricas parecen estructurarse en dos grupos morfológicos (Tellería & Carbonell, 1998). La forma nominal *Sylvia atricapilla atricapilla* alcanza los Pirineos, dando lugar en la mitad norte peninsular a poblaciones intermedias con *Sylvia atricapilla heineken*, típica del suroeste peninsular (Cramp, 1992). Esta disparidad taxonómica, asociada a variaciones morfológicas relacionadas con su desigual comportamiento migrador y trófico (véase Cuadrado, 1994; Tellería & Carbonell, obs. pers.), podría determinar diferencias en su selección de hábitat.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Area de estudio.*

Durante los meses de Mayo y Junio de 1996, estudiamos la selección y uso del hábitat de las Curruca Capirotadas en cinco sectores representativos de su distribución en la península Ibérica a lo largo de un gradiente latitudinal:

- 1: Álava (42°55'N 2°29'W, altitud media 620 m). El estudio se realizó en las proximidades de las localidades de Guevara y Argomániz. Esta zona está cubierta por bosques mixtos de *Quercus faginea*, *Quercus robur* y *Acer campestre* distribuidos en un paisaje agrícola dedicado al cultivo de cereales, remolachas y patatas. En esta zona, justo en el borde meridional de la Región Eurosiberiana Ibérica, la especie es abundante y está bien distribuida por todos los hábitats forestales (Alvarez *et al.*, 1985).
- 2: Sierra de Guadarrama (40°54'N 3°53'W; altitud 1100 m). Esta localidad está ubicada en el valle del Palar, próxima a la localidad de Rascafría. El paisaje está formado por bosques mixtos de *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa* y *Quercus pyrenaica* entremezclados con pastizales húmedos, un hábitat típico de la especie en ambientes mediterráneos de montaña (ver Díaz *et al.*, 1994).
- 3: Madrid (40°30'N 3°40'W, altitud 600 m). Las Curruca colonizan el piso mesomediterráneo a través de la vegetación de ribera (*Populus nigra*, *Tamarix gallica*, *Salix* spp.), ya que no ocupan los bosques esclerófilos (*Quercus ilex*) dominantes en el área (Díaz *et al.*, 1994). El estudio se centró en los tramos medios de los ríos Jarama y Guadarrama, próximos a las localidades de Algete y Boadilla del Monte, respectivamente.

- 4: Sierra de Ojén (36°01'N 5°36'W, altitud 250 m). Se trata de un hábitat de montaña de clima húmedo, ubicado en el extremo sur peninsular y cubierto de bosques mixtos de *Quercus suber* y *Quercus canariensis* (Alonso, 1980; Ceballos & Guimerá, 1992).
- 5: Tarifa (36°01'N 5°36'W; altitud 0-5 m). Se trata de una localidad situada al pie de la Sierra de Ojén, próxima a la costa atlántica y mayoritariamente deforestada por dedicarse a la cría de ganado. Al igual que en Madrid, las Curruca colonizaron estas áreas bajas a través de las riberas. Las aves estudiadas ocupaban los sotos (*Nerium oleander*, *Populus nigra*, etc.) del Río Jara (Alonso, 1980; Ceballos & Guimerá, 1992).

#### *Censos.*

Se realizó una estima de la abundancia de Curruca en las cinco localidades mediante una serie de transectos (Seber, 1982) de 500 m de longitud y 50 m de anchura (ver Fig. 1). En los bosques de ribera, con anchura frecuentemente inferior a los 50 m de las bandas de recuento, se calculó la densidad sobre la superficie de bosque realmente censado a lo largo de los transectos.

#### *Selección y uso del hábitat.*

Se estudió la estructura del paisaje (disponibilidad) en unidades de muestreo circulares de 25 m de radio distribuidas cada 200 m a lo largo de los transectos de censo. Las variables medidas (Tabla 1) fueron seleccionadas teniendo en cuenta que la Curruca Capirotada es la más ligada a los bosques desarrollados y maduros de las Curruca que conviven en el Paleártico Occidental (Cody, 1978; Tellería & Potti, 1984). Dado que su

distribución ibérica se correlaciona fuertemente con las precipitaciones y que esta asociación puede tener que ver con las limitaciones a la productividad primaria asociadas a la sequía estival de la Región Mediterránea (Tellería & Santos, 1993, 1994), utilizamos las coberturas de majuelo (*Crataegus monogyna*) y zarzamora (*Rubus* spp.) como indicadores de niveles crecientes de humedad edáfica (Arnaiz, 1979). Este último arbusto tiene, además, un significado relevante para la especie como sustrato de nidificación y alimentación (Cramp, 1992). Al mismo tiempo que se realizaban los censos, se caracterizaron los sectores ocupados por las Currucas Capirotadas mediante la estima de esas mismas variables en un círculo de 25 m alrededor de cada ave observada (Larsen & Bock, 1986). Todas las estimas de cobertura fueron realizadas visualmente por el mismo observador empleando las plantillas de referencia propuestas por Prodon & Lebreton (1981).

El número original de variables se redujo a una serie de factores independientes mediante un análisis de componentes principales (ACP). Previamente, las variables fueron normalizadas mediante las transformaciones angular (coberturas) y logarítmica (resto de variables). El ACP se llevó a cabo sobre la muestra de disponibilidad ( $n=125$ ) y se rotaron los componentes mediante el método VARIMAX. A continuación, se calcularon los valores de las unidades de muestreo procedentes del estudio del uso de hábitat realizado por las aves ( $n=75$ ) en los gradientes definidos por estos componentes. Finalmente, se examinó la respuesta de las Currucas a estos gradientes ambientales mediante ANOVAs de clasificación doble, en los que los factores de clasificación fueron la localidad (cinco niveles) y el uso o disponibilidad del hábitat (dos niveles).

## RESULTADOS

La densidad de Curruclas varió entre localidades alcanzando valores máximos en Álava (Fig. 1). Las cuatro localidades restantes presentaron un patrón de distribución marcado por un relativo aumento de la densidad de la especie en la vegetación de ribera frente a los bosques (ver Madrid vs Guadarrama y Tarifa vs Ojén).

El ACP dio lugar a tres componentes con autovalor mayor de 1 que explicaron el 66.71% de la varianza de los datos (Tabla 2). El primer componente (CP1), separa en el extremo positivo sectores cubiertos por árboles jóvenes, con abundancia de *Crataegus monogyna*. El CP2 define un gradiente entre sectores con abundancia de arbustos característicos de zonas húmedas (*Rubus* spp.) frente a sectores con sotobosque despejado y abundante pasto. El CP3, finalmente, agrupa en el extremo positivo los sectores con árboles desarrollados.

Se encontraron diferencias significativas entre localidades y entre el uso y la disponibilidad en los tres componentes, sin que se detectaran interacciones entre localidad y uso en el CP1 ni en el CP2 (Tabla 3, Fig. 2). Este resultado indica que las Curruclas de todas las poblaciones seleccionaron en la misma dirección y con la misma intensidad la disponibilidad de recursos disponibles en todo el gradiente estudiado, adaptándose a la estructura local de la vegetación. En el caso del CP3 se observó una interacción significativa que, sin embargo, puede interpretarse como un efecto de la localidad de Tarifa, que carece de árboles desarrollados (ver Apéndice).

Sólo el gradiente definido por el CP2 presentó una asociación significativa con la abundancia de la especie (Fig. 3.;  $r_s = 0.10$ ,  $P > 0.05$ . y  $r_s = -0.20$ ,  $P > 0.05$ ,  $n=5$ , para CP1 y CP3 respectivamente). Con objeto de ahondar en el papel de las variables asociadas al CP2 sobre la distribución de la especie, realizamos un análisis de regresión

múltiple por pasos (valor de la  $F$  para entrar en el modelo  $\geq 4$ ) entre la densidad de la especie en cada transecto (transformada logarítmicamente) y todas las variables de la Tabla 1 (transformación angular para las coberturas y logarítmica para el resto), incorporando las localidades en el modelo de regresión como variables *dummy*, por si pudiera haber algún efecto local sobre la densidad no considerado por las variables en estudio. La cobertura de *Rubus* (17.01% de la varianza) y la de matorrales (8.49%) fueron las dos únicas variables incorporadas al modelo ( $densidad = 0.08 + 0.96 \text{ Rubus} + 0.29 \text{ arbustos}$ ;  $r = 0.505$ ,  $F_{2,51} = 8.73$ ,  $P < 0.001$ ).

## DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo corroboran la predicción 1b (similar selección de hábitat entre poblaciones pero uso del hábitat adaptado a las condiciones locales). Las Curruacas de cada población seleccionaron los sectores con arbolado más denso (CP1), árboles más desarrollados (CP3) y mayor cobertura de arbustos higrófilos (CP2). Este patrón fue consistente entre poblaciones a pesar de las variaciones de la estructura local del hábitat. Estos cambios locales en la vegetación propiciaron que ciertas poblaciones ocuparan sectores con una estructura media de la vegetación que hubiera sido rechazada en otras. Este sería el caso, por ejemplo, de la distribución de las poblaciones de Guadarrama en comparación con las de Ojén y las de Madrid en comparación con las de Tarifa en el gradiente definido por el CP2. La falta de interacciones significativas entre disponibilidad y uso en el CP1 y el CP2 (asumimos que las interacciones en el CP3 se debieron a la falta de árboles de gran porte en Tarifa) y la inexistencia de un efecto local evidenciado por la ausencia de significación de las variables *dummy* que representan las localidades en el análisis de regresión múltiple, evidencia una respuesta homogénea de las

poblaciones a las variaciones en la estructura local del hábitat. Esto sugiere que, a nuestra escala de análisis, con las variables consideradas y en ese escenario geográfico, no se aprecian efectos locales adicionales sobre la selección de hábitat que pudieran relacionarse con variaciones en la incidencia de la competencia intra e interespecífica (Fretwell & Lucas, 1969; véase, sin embargo, García 1983), el riesgo de depredación (Suhonen, 1993) o peculiaridades locales de las poblaciones analizadas (Noon *et al.*, 1980; Wiens, 1989). En cualquier caso, es posible que la verificación del efecto de estos otros factores hubiera requerido un diseño experimental específico no abordado en este trabajo.

La distribución de abundancias de las Curruca Capirotadas en los bosques estudiados estuvo asociada de forma consistente entre localidades a la presencia de tramos arbustivos que señalan una cierta humedad edáfica (cubiertos especialmente por *Rubus* spp.). Este puede ser, por tanto, uno de los rasgos del hábitat seleccionados activamente por la Curruca. Las zarzamoras constituyen un importante sustrato de nidificación de la especie en Europa (Mason, 1976) y un señalado recurso alimentario durante el verano (Jordano, 1982), por lo que parte de las preferencias de la especie por este arbusto podrían deberse a su potencial utilidad trófica durante el crítico período estival, cuando han de enfrentarse a la muda (Jenni & Winkler, 1994). Desconocemos si estos arbustos presentan además una utilidad directa (ej. una mayor abundancia de invertebrados, una mayor facilidad en su captura) durante el período de cría, cuando todavía no existen frutos carnosos maduros y la dieta de la Curruca Capirotada es mayoritariamente insectívora (Gutián, 1985). Un factor adicional que podría explicar la asociación de las Curruca con las zarzamoras es su papel como indicadoras de humedad edáfica, ya que dicha humedad atenúa los efectos de la sequía estival mediterránea sobre



la productividad primaria y la abundancia de insectos (Nahal 1981). Se sabe, de hecho, que los sectores mediterráneos más lluviosos no sólo mantienen una mayor abundancia de Curruca Capirotada, sino que también se asocian a una mejor condición física de sus pollos, que indica menores niveles de estrés durante el desarrollo (Carbonell & Tellería, 1998). También Blondel *et al.* (1993) han señalado la peor condición corporal y el menor éxito reproductivo del Herrerillo Común *Parus caeruleus* en los bosques más secos del Mediterráneo francés.

Nuestros resultados sugieren, en resumen, que las Curruca Capirotada mantienen un patrón constante de selección de hábitat a lo largo del gradiente latitudinal estudiado y que el hábitat seleccionado se adapta a la disponibilidad local de arbustos, especialmente aquellas especies indicadoras de humedad edáfica. Además, la abundancia local de la especie se correlaciona con la cobertura de estos arbustos higrófilos. La escasez de este tipo de hábitats en el paisaje mediterráneo, dominado por una vegetación esclerófila adaptada a la sequía, explicaría la menor abundancia de la especie en la región Mediterránea y su distribución frecuentemente fragmentada. Estos patrones apoyan empíricamente la idea de que las poblaciones asentadas en sectores periféricos de su área de distribución tienden a enfrentarse a condiciones ambientales crecientemente subóptimas, que conducen a una rarificación y fragmentación progresiva (Brown, 1984, 1995; Lawton, 1993).

AGRADECIMIENTOS.- El Dr. José A. Díaz ayudó en diversas fases del trabajo. M. Cuadrado y P. Jordano revisaron y mejoraron considerablemente el manuscrito. Este trabajo es una contribución al proyecto "Relaciones entre fragmentación forestal y biología de vertebrados terrestres" (PB92-0238) de la Dirección General de Investigación Científico y Técnica del MEC.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALVAREZ, J., BEA, A., FAUS, J. M. & CASTIÉN, E. 1985. *Atlas de los vertebrados continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Gobierno Vasco. Vitoria.
- ALONSO, J. A. 1980. *Avifauna del sur de Cádiz*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- ARNAIZ, C. 1979. Ecología y fitosociología de los zarzales y espinales madrileños comprendidos en los sectores Guadarrámico, Manchego y Celtibérico-Alcarreño. *Lazaroa*, 1: 129-138.
- BLONDEL, J., DIAS, P. C., MAISTRE, M. & PERRET, P. 1993. Habitat heterogeneity and life-history variation of Mediterranean Blue Tits (*Parus caeruleus*). *Auk*, 110: 511-520.
- BROWN, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 255-279.
- BROWN, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press. Chicago.
- CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1998. Increasing asymmetry of tarsus length in three populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* as related to proximity to range boundary. *Ibis*, 140: 145-147.
- CEBALLOS, J. J. & GUIMERÁ, V. M. 1992. *Guía de las aves de Jerez y de la provincia de Cádiz*. Ayuntamiento de Jerez. Jerez de la Frontera.
- CODY, M. L. 1978. Habitat selection and interspecific interactions among the sylviid warblers of England and Sweden. *Ecological Monographs*, 48: 351-396.
- CRAMP, S. (Ed.) 1992. *The Birds of the Western Palaearctic*. Vol VI. Oxford University Press. Oxford.
- CUADRADO, M. 1994. Site-tenacity and life-time expectancy of resident and overwintering Blackcaps *Sylvia atricapilla* in the Mediterranean. *Ringing & Migration* 15: 58-59.
- DÍAZ, M., MARTÍ, R., GÓMEZ-MANZANEQUE, A. & SÁNCHEZ, A. (red.) 1994. *Atlas de las Aves Nidificantes en Madrid*. Agencia de Medio Ambiente de Madrid-S.E.O. Madrid.
- FRETWELL, S. D. & LUCAS, H. L. 1969. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distributions in birds I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, 19: 16-36.
- GARCÍA, E. F. J. 1983. An experimental test of competition for space between Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Garden Warblers *Sylvia borin* in the breeding season. *Journal of Animal Ecology*, 52: 795-805.
- GUTIÁN, J. 1985. Datos sobre el régimen alimenticio de los passeriformes de un bosque montano de la Cordillera Cantábrica Occidental. *Ardeola*, 32: 155-172.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press. London.
- JORDANO, P. 1982. Migrant birds are the main seed disperses of blackberries in southern Spain. *Oikos*, 38: 183-193.
- LARSEN, D. L. & BOCK, C. E. 1986. Determining avian habitat preference by bird-centered vegetation sampling. En: J. Verner, M. L. Morrison & C. J. Ralph (Eds.): *Wildlife 2000: Modelling habitat relationships of Terrestrial Vertebrates*, pp. 37-43. University of Wisconsin Press. Madison.
- LAWTON, J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 409-413.

- MANLY, B., McDONALD, L. & THOMAS, D. 1993. *Resource selection by animals*. Chapman & Hall. London.
- MASON, C. F. 1976. Breeding biology of the *Sylvia* Warblers. *Bird Study*, 23: 213-232.
- MORRISON, M. L., MARCOT, B. G. & MANNAN, R. W. 1992. *Wildlife-habitat relationships. Concepts and applications*. University of Wisconsin Press. Madison.
- NAHAL, I. 1981. The Mediterranean climate from a biological viewpoint. En, F. di Castri, D. W. Goodall, & R. L. Specht, (Eds): *Ecosystems of the World II. Mediterranean type shrublands*, pp. 63-86. Elsevier. Amsterdam.
- NOON, B. R., DAWSON, D. K., INKLEY, D. B., ROBBINS, C. S. & ANDERSON, S. H. 1980. Consistency in habitat preference of forest bird species. *Transactions of the 45 th North American Wildlife and Natural Resources Conference*, pp. 226-244.
- PRODON, R. & LEBRETON, J. D. 1981. Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenees. 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37: 21-38.
- SEBER, G. A. F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Griffin. London.
- SUHONEN, J. 1993. Predation risk influences the use of foraging sites by tits. *Ecology*, 74: 1197-1203.
- TELLERÍA, J. L. & CARBONELL, R. 1998. Morphometric variation of five iberian Blackcap (*Sylvia atricapilla*) populations. *Journal of Avian Biology*, 29: 000-000.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1993. Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian Forests: does abundance decrease near the border? *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- TELLERÍA, J. L. & POTTI, J. 1984. La distribución de las Currucas (G. *Sylvia*, Cl. Aves) en el Sistema Central (España). *Doñana Acta Vertebrata*, 11: 92-103.
- WIENS, J.A. 1989. *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press. Cambridge.

TABLA 1.

Variables utilizadas para la caracterización de la estructura del hábitat.  
*[Variables used in assessing the structure of the habitat.]*

Variable	Descripción <i>[Description]</i>
HARBO	Altura del arbolado (m) <i>[Tree height (m)]</i>
ARBOL	Cobertura de árboles (%) <i>[Cover of trees (%)]</i>
ARBUS	Cobertura de arbustos (%) <i>[Cover of Shrubs (%)]</i>
TR1030	Nº de troncos entre 10-30 cm de Ø <i>[No trunks of 10-30 cm Ø]</i>
TR3050	Nº de troncos entre 30-50 cm de Ø <i>[No trunks of 30-50 cm Ø]</i>
TR>50	Nº de troncos de Ø > 50 cm <i>[No trunks &gt; 50 cm Ø]</i>
PASTO	Cobertura de pasto (%) <i>[Cover of herbs (%)]</i>
CRATAE	Cobertura de <i>Crataegus monogyna</i> (%) <i>[Cover Crataegus monogyna (%)]</i>
RUBUS	Cobertura de <i>Rubus</i> spp. (%) <i>[Cover Rubus spp. cover (%)]</i>

TABLA 2.

Coeficientes de correlación entre las variables de estructura y composición de la vegetación y los tres factores del análisis de componentes principales (\*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ).

[Correlations coefficients between the individual variables and the three factors obtained in the principal component analysis of the vegetation structure. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ .]

	CP 1	CP 2	CP 3
HARBO	0.423**	0.036	0.768**
ARBOL	0.616**	0.351**	0.546**
ARBUS	0.155	0.888**	-0.082
TR1030	0.856**	-0.021	0.109
TR3050	-0.077	0.008	0.756**
TR>50	-0.142	0.152	0.703**
PASTO	0.204*	-0.675**	-0.392**
CRATAE	0.613**	-0.061	-0.215*
RUBUS	-0.026	0.817**	0.089
Autovalor [eigenvalue]	2.85	1.73	1.42
%Varianza [% variance]	31.73	19.24	15.74
$\Sigma$ % Varianza [ $\Sigma$ % variance]	31.73	50.97	66.71

TABLA 3.

Resultados de los ANOVAs efectuados sobre la ubicación de las unidades muestrales en las tres componentes clasificadas según localidad (cinco niveles) y uso/disponibilidad del hábitat (dos niveles).

*[Results of the ANOVA analyses performed on the scores of the sampling units in the three principal componentes classified according to locality (five study areas) and habitat use or availability (two levels).]*

	Efecto <i>[Effect]</i>					
	Localidad		Uso/Disponibilidad		Interacción	
	<i>Locality</i>		<i>Use/Availability</i>		<i>Interaction</i>	
	F <sub>4,190</sub>	p	F <sub>1,190</sub>	p	F <sub>4,190</sub>	p
CP1	34.29	<0.001	23.95	<0.001	1.66	0.16
CP2	28.41	<0.001	70.32	<0.001	1.91	0.11
CP3	46.71	<0.001	84.06	<0.001	2.72	0.03

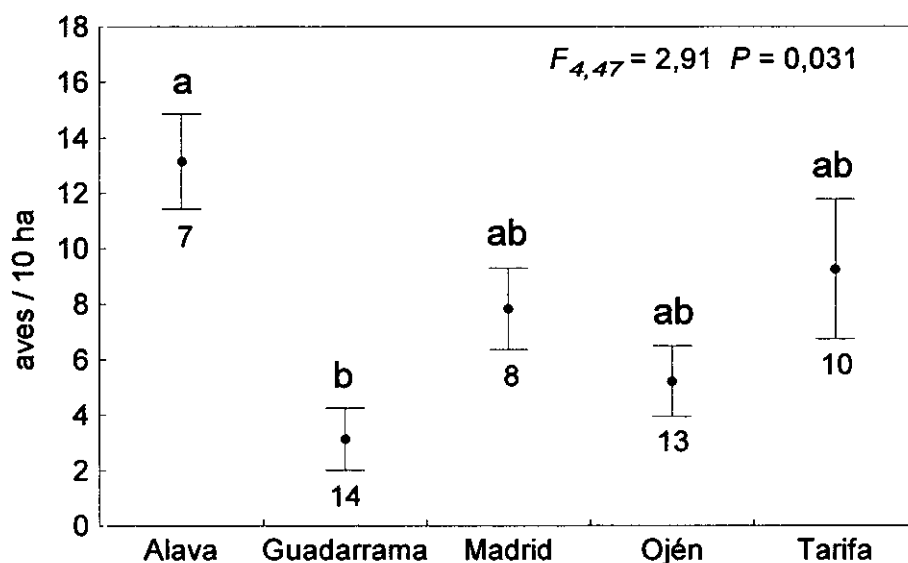


Figura 1. Densidades medias ( $\pm$  e.s.) de Curruca Capirotada en las cinco localidades de estudio. Los números indican el número de transectos efectuados en cada una. Los grupos diferenciados por un test de Tukey son indicados mediante letras.

[Mean densities of Blackcap ( $\pm$  s.e.) in the study localities. The number of line transects in each locality and the groups differentiated by Tukey test are also shown.]

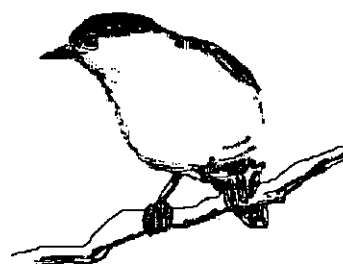
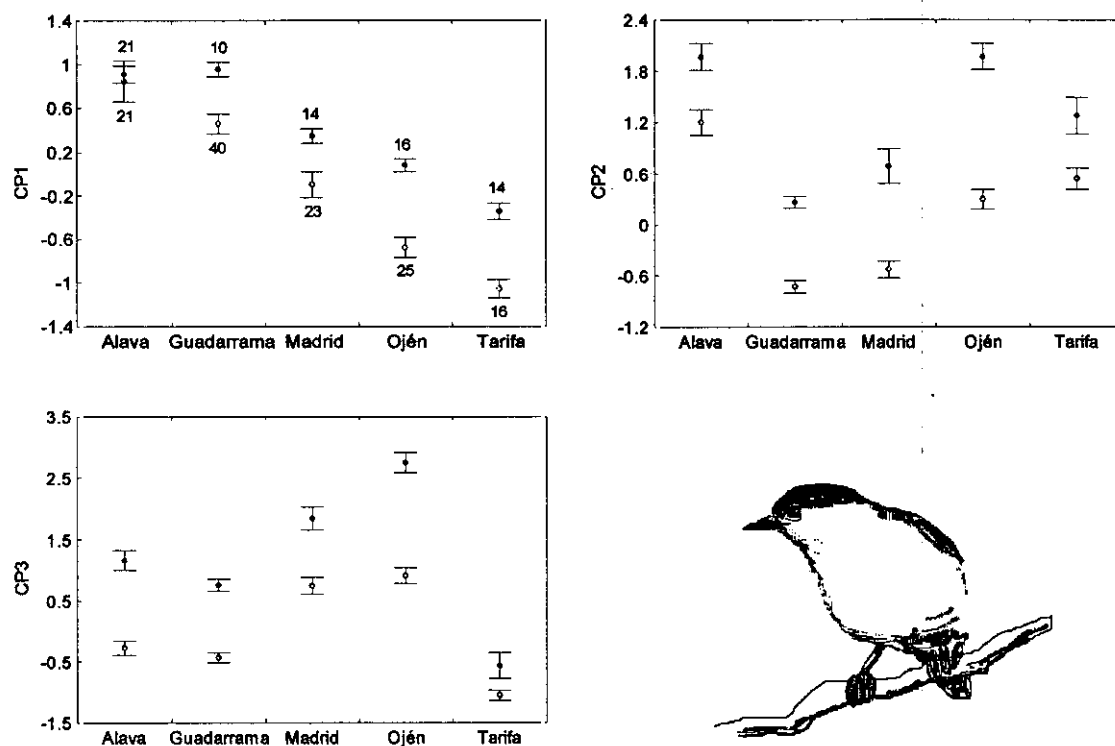


Figura 2. Distribución de las medias de los valores de uso y disponibilidad en los gradientes definidos por los tres componentes (CP) considerados. Véase el Apéndice para las desviaciones típicas y tamaños muestrales.

[Mean scores of use and availability in the gradients defined by the three study components (PC). See Appendix for standard deviations and sample sizes.]



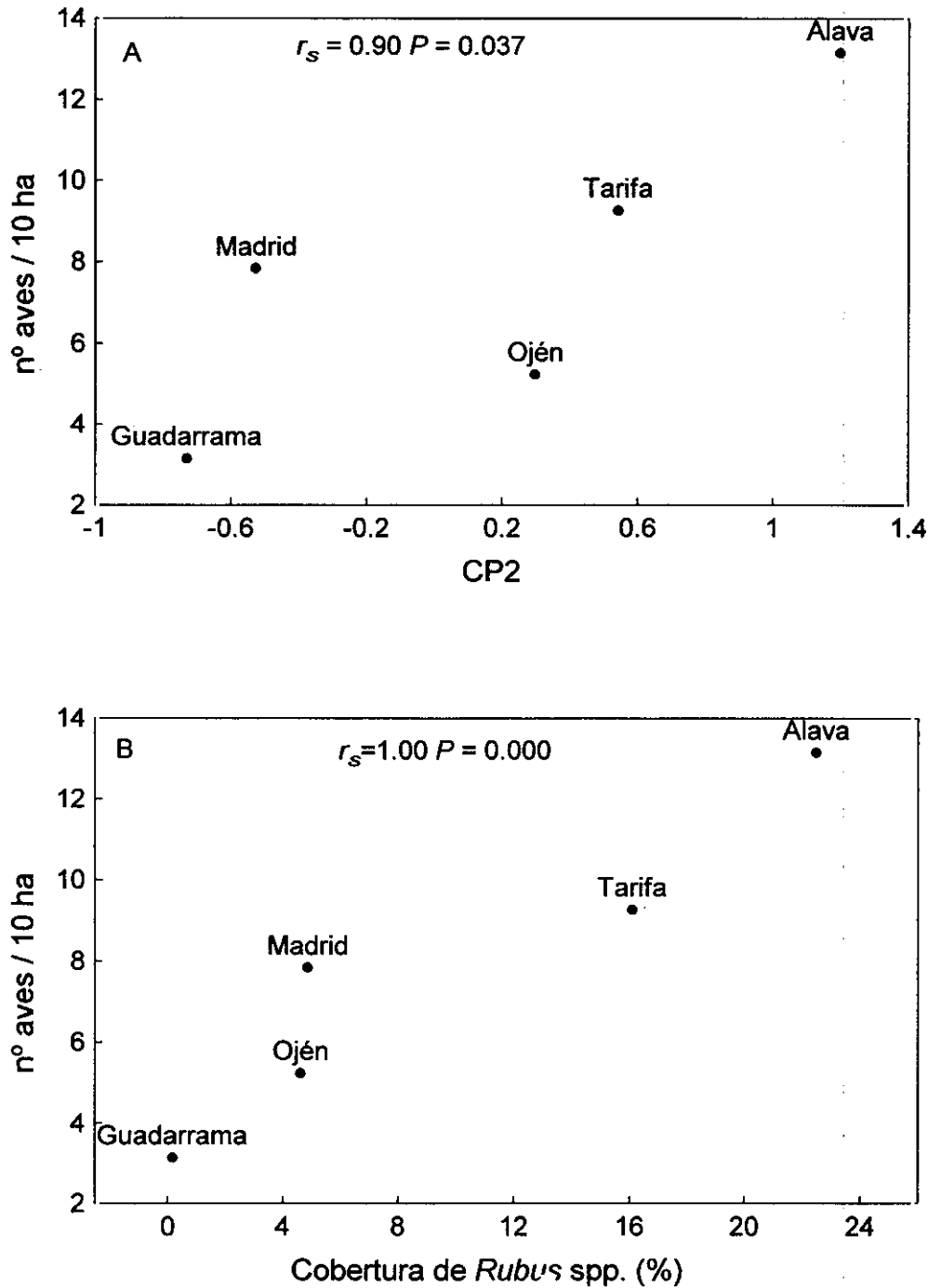


FIGURA 3. Relación entre la densidad media de Currucas Capirotadas y la estructura media del hábitat en las cinco localidades consideradas: a) se refiere al gradiente fisonómico definido por el CP2, que define los sectores con abundancia de arbustos característicos de zonas húmedas, y b) a la cobertura de *Rubus* spp.

[Relationships between the mean density of Blackcaps and the mean structure of the habitat of the five study sites: a) refers to the physiognomic gradient defined by CP2, that is correlated with dense shrub layers associated with wet substrates, and b) to the mean cover of *Rubus* spp.]

# APÉNDICE

Distribución entre localidades de los valores medios ( $\pm$ s.d.) de la disponibilidad (D) y del uso (U) por las Currucas Capirotadas de las variables consideradas en la caracterización del hábitat y de los componentes principales derivados de su análisis. Véase la Tabla 1 para las abreviaturas de las variables. n: tamaño de la muestra.

*[Distribution among localities of the mean scores ( $\pm$ s.d) of the availability (D) and the use (U) by Blackcaps of the variables used in assessing the habitat structure, as well as for the principal components derived from the analysis of such variables. Abbreviations as in Table 1. n: sample sizes.]*

		n	HARBO	ARBOL	ARBUS	TR1030	TR3050	TR>50	PASTO	CRATAE	RUBUS	CP1	CP2	CP3
Álava	D	21	8.05 $\pm$ 0.61	58.62 $\pm$ 5.01	52.38 $\pm$ 4.78	112.19 $\pm$ 19.57	2.05 $\pm$ 0.66	1.81 $\pm$ 0.89	50.71 $\pm$ 5.05	5.01 $\pm$ 2.60	22.48 $\pm$ 4.94	0.85 $\pm$ 0.26	1.20 $\pm$ 0.21	-0.27 $\pm$ 0.17
	U	21	9.24 $\pm$ 0.39	73.81 $\pm$ 2.62	64.05 $\pm$ 4.73	125.24 $\pm$ 15.79	4.76 $\pm$ 1.16	2.10 $\pm$ 0.89	50.48 $\pm$ 4.28	7.00 $\pm$ 2.10	26.19 $\pm$ 4.24	0.91 $\pm$ 0.11	1.96 $\pm$ 0.22	1.16 $\pm$ 0.23
Guada.	D	40	6.55 $\pm$ 0.36	27.14 $\pm$ 3.07	12.17 $\pm$ 1.95	64.19 $\pm$ 10.03	1.76 $\pm$ 0.64	0.40 $\pm$ 0.25	76.19 $\pm$ 3.02	2.82 $\pm$ 0.56	0.17 $\pm$ 0.08	0.46 $\pm$ 0.10	-0.73 $\pm$ 0.08	-0.43 $\pm$ 0.09
	U	10	8.70 $\pm$ 0.42	62.00 $\pm$ 4.16	37.00 $\pm$ 5.54	104.60 $\pm$ 25.63	7.70 $\pm$ 2.17	1.00 $\pm$ 0.52	62.00 $\pm$ 5.12	11.60 $\pm$ 2.75	2.01 $\pm$ 0.81	0.96 $\pm$ 0.15	0.26 $\pm$ 0.15	0.76 $\pm$ 0.22
Madrid	D	23	9.28 $\pm$ 0.89	36.12 $\pm$ 5.07	8.36 $\pm$ 1.71	32.36 $\pm$ 7.81	6.28 $\pm$ 1.72	3.28 $\pm$ 1.07	64.40 $\pm$ 4.97	1.88 $\pm$ 0.77	4.88 $\pm$ 1.37	-0.10 $\pm$ 0.16	-0.52 $\pm$ 0.13	0.75 $\pm$ 0.19
	U	14	11.36 $\pm$ 0.94	62.14 $\pm$ 3.66	23.21 $\pm$ 6.35	26.07 $\pm$ 6.16	16.83 $\pm$ 5.27	2.64 $\pm$ 0.87	47.29 $\pm$ 7.81	3.79 $\pm$ 1.36	13.86 $\pm$ 4.20	0.35 $\pm$ 0.11	0.69 $\pm$ 0.34	1.84 $\pm$ 0.31
Ojén	D	25	7.85 $\pm$ 0.55	40.96 $\pm$ 5.07	27.15 $\pm$ 4.32	15.19 $\pm$ 4.32	6.04 $\pm$ 1.26	5.92 $\pm$ 1.20	34.35 $\pm$ 6.67	0.75 $\pm$ 0.42	4.63 $\pm$ 1.65	-0.68 $\pm$ 0.12	0.30 $\pm$ 0.15	0.91 $\pm$ 0.17
	U	16	11.00 $\pm$ 0.60	61.56 $\pm$ 5.16	46.25 $\pm$ 5.85	12.56 $\pm$ 2.73	6.94 $\pm$ 1.98	10.81 $\pm$ 1.56	13.33 $\pm$ 4.56	2.08 $\pm$ 0.75	17.95 $\pm$ 4.60	0.08 $\pm$ 0.09	1.97 $\pm$ 0.24	2.75 $\pm$ 0.27
Tarifa	D	16	3.65 $\pm$ 0.50	14.90 $\pm$ 3.73	27.80 $\pm$ 3.23	3.65 $\pm$ 1.61	0.35 $\pm$ 0.21	0.00 $\pm$ 0.00	58.00 $\pm$ 3.13	0.75 $\pm$ 0.36	16.10 $\pm$ 2.67	-1.06 $\pm$ 0.12	0.54 $\pm$ 0.19	-1.05 $\pm$ 0.12
	U	14	6.21 $\pm$ 0.72	26.43 $\pm$ 5.66	42.86 $\pm$ 7.05	9.93 $\pm$ 2.35	1.86 $\pm$ 0.82	0.00 $\pm$ 0.00	38.21 $\pm$ 6.06	0.79 $\pm$ 0.48	25.86 $\pm$ 4.97	-0.34 $\pm$ 0.12	1.28 $\pm$ 0.33	-0.57 $\pm$ 0.33

*Capítulo 3*

**VARIACIONES MORFOMÉTRICAS DE CINCO POBLACIONES  
DE CURRUCAS CAPIROTADAS (*Sylvia atricapilla*) IBÉRICAS**

*Morphometric variation of five iberian Blackcap (*Sylvia atricapilla*) populations.  
Journal of Avian Biology 29(1998): 00-00*

RESUMEN. *Variaciones morfométricas en cinco poblaciones ibéricas de Currucas Capirotadas (Sylvia atricapilla)*. En este trabajo estudiamos las variaciones de una serie de caracteres morfológicos en cinco poblaciones de Currucas Capirotadas (*Sylvia atricapilla*), distribuidas en la Península Ibérica a lo largo de un gradiente latitudinal. Las poblaciones de Currucas del norte y centro de la Península difieren de las del sur por tener alas más puntiagudas y largas, por sus picos más estrechos, tarsos más cortos y menor tamaño. Estas características definen dos grupos morfológicos que pueden ser asociados a diferentes hábitos migratorios y tróficos. Las Currucas del norte y centro de la Península crían en hábitats con duras condiciones invernales, por lo que se ven obligadas a abandonarlos en otoño, migrando hacia sus territorios de invernada. Las Currucas de los sectores meridionales parecen ser residentes, manteniéndose en la misma zona durante todo el invierno. El comportamiento migrador y la especialización en la dieta de invertebrados del follaje pueden explicar las diferencias morfológicas de las Currucas norteñas con respecto a las poblaciones de Currucas del sur. Nuestros resultados sugieren que la población migradora de Currucas ibéricas puede descender de antepasados del tipo de las actuales Currucas sedentarias, que se habrían diferenciado por la adaptación a explotar la estacionalidad de las actuales áreas de cría.

SUMMARY. *Morphometric variation of five Iberian Blackcap (Sylvia atricapilla) populations.* This paper analyses the variation of several morphological traits in five populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* distributed along a latitudinal gradient in the Iberian peninsula. The northern and central populations differ from the southern ones in their longer and more pointed wings, narrower bills, shorter tarsi and smaller body size. These features define two morphological groups and correlate with differences in their migration and feeding habits. Birds from northern and central Iberia breed in habitats with harsh winter conditions, which they abandon in autumn when they migrate to their wintering grounds. Birds from the mild, southern sectors remain there throughout the winter. Their migratory behaviour, and a stronger specialisation for feeding on foliage invertebrates, could explain their morphological differentiation with respect to southern ones. Our results suggest that the Iberian migratory populations might have descended from ancestral, southern-like ones, that have become adapted to exploit their seasonal breeding grounds.

## INTRODUCCIÓN

El estudio de las variaciones morfológicas de una especie a lo largo de gradientes geográficos, puede ser útil para analizar diferentes hipótesis sobre los factores que condicionan su distribución y biología (Zink & Remsen, 1986; Ricklefs & Miles, 1994). Sin embargo, pocos estudios abordan las diferencias morfométricas de distintas poblaciones de aves a lo largo de gradientes regionales. Actualmente, esta situación se mantiene hasta en países con una larga tradición ornitológica, ya que este tipo de aproximaciones al conocimiento de las aves es a veces considerado como exhaustivamente analizado por los naturalistas del pasado (Zink & Remsen, 1986). Sin embargo, estos estudios siguen siendo necesarios si nosotros queremos generar nuevas hipótesis para conocer aquellos factores que afectan a las variaciones morfológicas, o para completar los resultados obtenidos a través de otras aproximaciones, como aquellos que abordan la filogeografía de las distintas poblaciones (ej. métodos moleculares; Thorpe, 1996; Zink, 1996).

La península Ibérica proporciona un interesante escenario para el estudio de las variaciones morfológicas en aves. Su clima varía desde las condiciones húmedas del norte y noroeste, a las condiciones xéricas, típicas de la región Mediterránea, en el resto de la Península, donde las montañas configuran un patrón de distribución irregular de zonas con elevada pluviosidad. Como en la mayoría de los passeriformes forestales, la Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*) es abundante en el norte de Iberia, pero en la Región Mediterránea se restringe a zonas con mayores precipitaciones, costas y zonas montañosas (Tellería & Santos, 1993). En la península Ibérica, las Currucas del norte y montañas del interior desaparecen durante el invierno, mientras que las poblaciones del sur se mantienen residentes en las mismas áreas durante todo el año (Finlayson, 1981;

Cuadrado, 1994). Se puede plantear que las poblaciones ibéricas con diferentes patrones de ocupación estacional y comportamiento migrador pueden haber evolucionado con diferentes caracteres morfológicos para hacer frente a los distintos patrones de la estacionalidad del hábitat. De hecho, la Curruca Capirotada es una especie politípica representada en la península Ibérica por la forma nominal *Sylvia atricapilla atricapilla*, que alcanza los Pirineos, mientras que en el suroeste del Paleártico se encontraría la forma *Sylvia atricapilla heineken* (Cramp, 1992). Sin embargo, no hay disponible información que nos permita delimitar de una forma clara, la distribución de ambas formas en el norte y centro de la Península, ni la forma en que se correlaciona su morfología con las diferentes condiciones ambientales a que están sometidas.

En este trabajo, analizamos la variación de una serie de caracteres morfológicos en cinco poblaciones de Currucas Capirotadas, distribuidas a lo largo de un gradiente latitudinal en la península Ibérica. Buscamos diferencias en dos complejos funcionales (Leisler & Winkler, 1985) fáciles de medir en individuos vivos y que pueden ilustrar diferentes vías por las que las poblaciones de Currucas pueden encarar la estacionalidad de sus hábitats:

a) *Caracteres morfométricos relacionados con el vuelo.* La morfología del ala está asociada al comportamiento migrador, siendo las alas largas y puntiagudas más adecuadas energéticamente para largos vuelos, relacionándose, por tanto, a especies con largos desplazamientos migratorios (ej. Zink & Remsen, 1986). Por otro lado, las colas largas incrementan la fricción al volar y su reducción, por tanto, se asocia a la reducción del gasto energético en el vuelo (Norberg, 1995). Sin embargo, la estructura del ala y de la cola también puede estar relacionada con la densidad de la vegetación, ya que alas

cortas y redondeadas y colas largas facilitan la maniobrabilidad en el vuelo (Lederer, 1984; Zink & Remser, 1986; Norberg, 1990). Se ha sugerido que cambios en la tasa ala/cola que favorecen la maniobrabilidad limitan el comportamiento migrador (Leisler & Winkler, 1985). Si las características del ala y la cola de las Currucas ibéricas están asociadas con un aumento en su eficacia migradora, y no representan una respuesta a cambios en la estructura de la vegetación, las poblaciones migradoras deberán tener alas más largas y puntiagudas y colas más cortas que las poblaciones sedentarias.

b) *Caracteres morfométricos relacionados con la alimentación.* La Curruca Capirotada es un explotador del follaje que se alimenta de invertebrados y frutos (Cramp, 1992). Las invernantes en el sur de España cuentan con los frutos del matorral mediterráneo (Jordano & Herrera, 1981; Herrera, 1984a). Las Currucas que crían en el norte y centro de la Península, explotan la estacionalidad de los invertebrados durante la primavera (Gutián, 1985), pero no hay información disponible de la dieta de las poblaciones de Currucas del sur ibérico durante la estación reproductora. Sin embargo, la diversidad, abundancia y persistencia de las plantas con frutos en el sur de España (Herrera, 1985; Fuentes, 1992) sugiere una dieta más omnívora de sus poblaciones de Currucas. En este escenario ibérico, esperamos una mayor especialización de las Currucas del norte en la dieta insectívora. Para analizar esta hipótesis medimos el pico y el tarso (tarsometatarso) de las Currucas. Picos más estrechos facilitan a los pájaros insectívoros la búsqueda y pinzamiento de los insectos en el follaje, mientras que los picos más romos son más adecuados para ejercer presión (Lederer, 1972; James, 1982; Carrascal *et al.*, 1990) y, si se asocia con la anchura del pico, aumentará la capacidad de tragar alimentos más grandes (ej. grandes frutos; Herrera, 1984b; Jordano, 1987). La longitud del tarso se



interpreta como una adaptación al comportamiento de búsqueda del alimento. Un tarso corto reduce el esfuerzo necesario para maniobrar cuando se está suspendido, dado que se reduce la distancia entre el centro de gravedad y la superficie de agarre, siendo más útil a la hora de buscar invertebrados en el follaje (Norberg, 1979; Carrascal *et al.*, 1990; ver, sin embargo, Moreno & Carrascal, 1993). Por otro lado, un tarso largo permite un mayor pivotamiento y por tanto, un mayor campo de acción en posiciones verticales (Schulenberg, 1983; Carrascal *et al.*, 1990).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Area de estudio.*

Entre Mayo y Junio de 1995, 1996 y 1997, estudiamos las Currucas Capirotadas reproductoras de cinco áreas representativas de las condiciones ambientales en las que la especie cría dentro de la península Ibérica:

1: Álava (42°55'N 2°29'W, altitud media 620 m; precipitación media anual 1000-1500 mm; temperatura media anual: 12°C). Esta localidad se ubica en el borde sur de la faja eurosiberiana ibérica, zona donde la especie es abundante en los hábitats forestales. Las Currucas fueron capturadas en bosques mixtos de quejigos, robles y arces (*Quercus faginea*, *Quercus robur* y *Acer campestre*) diseminados por un paisaje agrícola de cultivos de cereales, patatas y remolachas.

2: Sierra de Guadarrama (40°54'N 3°53'W; altitud 1100 m; precipitación media anual: 700-1000 mm; temperatura media anual: 10°C). Estas montañas están cubiertas por bosques de *Quercus pyrenaica* y *Pinus sylvestris*. Las Currucas Capirotadas crían en los sectores más desarrollados y húmedos de estos bosques. Las Currucas fueron capturadas

en los bosques mixtos de *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa* y *Quercus pyrenaica* con pastos húmedos diseminados entre éstos.

3: Madrid (40°30'N 3°4'W, altitud 600 m; precipitación media anual: 300-500 mm; temperatura media anual: 14°C). Las Currucas Capirotadas de la Sierra de Guadarrama penetran en las mesetas circundantes siguiendo los bosques de galería asociados a los ríos. Estas no ocupan los bosques esclerófilos que son dominantes en estas mesetas (*Quercus ilex*). Los Currucas fueron capturadas en los bosques riparios (*Populus nigra*, *Tamarix gallica*, *Salix* spp.) a lo largo de los ríos Guadarrama y Jarama, que atraviesan un paisaje dominado de cultivos de cereales y pastizales.

4: Sierra de Ojén (36°01'N 5°36'W, 250 m; precipitación media anual: 1000-1500 mm; temperatura media anual: 16°C). Estas montañas, que soportan altos niveles de pluviosidad, están cubiertas por bosques mixtos de *Quercus suber* y *Quercus canariensis*. La fuerte influencia oceánica y la temperatura relativamente alta del extremo sur de la Península Ibérica, ha favorecido que muchos endemismos botánicos del terciario se hayan mantenido hasta la actualidad (ej.. *Rhododendron ponticum*, *Myrica gale*...; Frenzel, 1968; Costa *et al.*, 1990). Los arbustos con frutos carnosos son abundantes a lo largo del área de estudio (*Olea europaea sylvestris*, *Pistacia lentiscus*, *Hedera helix*, *Crataegus mongyna*, etc.).

5: Tarifa (36°01'N 5°36'W; altitud: 0-5 m; precipitación media anual: 700-1000 mm; temperatura media anual: 18°C). Esta zona se extiende al pie de la Sierra de Ojén, próxima a la costa atlántica, encontrándose muy deforestada debido a su dedicación a la ganadería extensiva. Como en el centro peninsular, la Curruca Capirotada usa los bosques de ribera para colonizar las tierras bajas. La población de estudio ocupa las orillas del río Jara, cubiertas de *Nerium oleander*, *Rubus* spp y *Populus nigra*, que

discurre atravesando pastizales desarbolados. Los arbustos productores de frutos carnosos también son abundantes en esta zona, especialmente *Olea europaea sylvestris* y *Crataegus monogyna*.

#### *Censos y estructura del hábitat*

Para determinar el estatus migrador de las poblaciones estudiadas, censamos las Currucas Capirotadas durante la primavera de 1996 y el invierno de 1996-1997. En cada localidad censamos las aves en una serie de transectos de 500 m por 50 m de ancho (2.5 ha). En los bosques de ribera, donde la anchura de los mismos frecuentemente es menor de 50 m, calculamos la densidad para el área realmente censada. Para evaluar el efecto potencial de la estructura de la vegetación en la morfología de las Currucas, medimos la cobertura de arbustos (vegetación de altura inferior a los 2 m) y la cobertura de árboles (vegetación de altura superior a los 2 m) en círculos de 25 m de radio distribuidos a intervalos de 200 m a lo largo de los transectos de los censos (Larsen & Bock, 1986).

#### *Capturas y medidas*

Las Currucas Capirotadas fueron capturadas con redes utilizando grabaciones de sus cantos. Aunque este método es particularmente efectivo para machos territoriales, también capturamos numerosas hembras y jóvenes volanderos. De cada individuo anotamos la edad, el sexo (en adultos), después los pesamos (balanza digital  $\pm 0.1$  g precisión) y medimos (calibre digital con  $\pm 0.01$  mm precisión). Todas las medidas fueron tomadas por la misma persona para evitar sesgos interpersonales. Anotamos la longitud del tarso (tarsometatarso), cola, ala, altura del pico (a nivel de las narinas) y la longitud del mismo (Svensson, 1992). En el invierno 1997-1998 medimos la anchura del pico de

una serie de Currucas invernantes, migradoras y sedentarias, en Tarifa y Ojén para estimar la correlación de este carácter con la longitud y altura del pico. En 1997 medimos la distancia de las plumas primarias 1-9 a la punta del ala (primarias numeradas de la más interna a la más externa). Estas distancias fueron utilizadas para valorar la puntiagudez del ala, así como para asignar el estatus taxonómico de las poblaciones, puesto que las formas *atricapilla* y *heineken* difieren principalmente en la forma del ala (p8 es la que forma la punta del ala en *atricapilla* mientras que en *heineken* son las p7-p8; Cramp, 1992). La puntiagudez del ala la calculamos por medio de un Análisis de Componentes Principales con las distancias de las primarias a la punta del ala (Chandler & Mulvihill, 1988; Marchetti *et al.*, 1995).

### *Análisis*

Utilizamos ANOVAs de uno o dos factores para estudiar las posibles diferencias en los caracteres morfológicos entre poblaciones y sexos. Mediante comparaciones planificadas (Statsoft, 1996) analizamos la hipótesis de que difieran en su morfología las Currucas migradoras de las sedentarias. Controlamos el efecto del tamaño corporal en los distintos caracteres estudiados mediante un ANCOVA, donde utilizamos el tamaño corporal como covariante y como factor de clasificación los dos grupos de Currucas (norte y sur). El tamaño corporal lo estimamos mediante un análisis de componentes principales con el conjunto de las medidas corporales tomadas a cada Curruca, menos el peso y las distancias de las primarias a la punta del ala (Rising & Somers, 1989; Freeman & Jackson, 1990). Este método define un componente principal relacionado con el “tamaño estructural” de los individuos que es independiente de las reservas energéticas y del estado físico del ave (Piersma & Davidson, 1991). Mediante un test de paralelismo

analizamos las posibles diferencias en la evolución alométrica de los caracteres morfológicos entre las Currucas de la población migradora y las de la sedentaria.

## RESULTADOS

### *Distribución estacional de la abundancia y patrones migratorios*

La mayor densidad primaveral de Currucas se encontró en el extremo norte del gradiente de estudio (Álava; Fig. 1). Las densidades de los dos bosques galería fueron relativamente superiores a la de sus respectivas montañas, probablemente este patrón sea el resultado de un enpaquetamiento de los individuos en estos bosques riparios. En invierno, el patrón de abundancias cambió drásticamente, sugiriendo fuertes diferencias en el comportamiento migratorio de las distintas poblaciones. Las Currucas Capirotadas desaparecen de las tres localidades del norte, manteniéndose estables (Sierra de Ojén) o aumentando espectacularmente (Tarifa) en las dos localidades del sur. Este incremento de la densidades de Currucas Capirotadas en Tarifa está relacionado con la llegada masiva de las aves invernantes (Tellería, 1981).

### *Tamaño corporal y peso*

En total capturamos 162 machos y 71 hembras. También atrapamos 150 jóvenes que fueron excluidos de todos los análisis por las diferencias en la morfometría relacionadas con la edad (Norman, 1997). En un análisis preliminar del dimorfismo sexual de las medidas, obtuvimos que el único carácter que mostraba diferencias entre sexos era el peso. En las localidades del sur las hembras pesaron más que los machos (Tabla 1, Fig. 2). En ambos sexos las Currucas del sur pesaron más que las del norte. En el análisis de componentes principales, realizado para obtener un estimador del tamaño

del ave, el primer componente (CP1a) se correlacionó positivamente con todas las variables utilizadas en el análisis, por tanto, puede ser considerado como un buen índice del tamaño estructural (Tabla 2). En relación con éste, las Currucas de las tres poblaciones nortefías tuvieron un tamaño estructural más pequeño que las dos del sur (Fig. 3). Después de controlar el efecto del tamaño (por medio del CP1a) no detectamos diferencias en el peso de los machos entre las poblaciones del norte y las del sur (ANCOVA; efecto norte-sur:  $F_{1,132} = 0.06$ ,  $P=0.813$ ; covariante CP1a:  $F_{1,132} = 28.90$ ,  $P<0.001$ ; interacción:  $F_{1,131}=0.41$ ,  $P=0.542$ ). Sin embargo, las hembras del sur continuaron siendo más pesadas que las del norte (ANCOVA; efecto norte-sur:  $F_{1,62}=17.50$ ,  $P<0.001$ ; covariante CP1a:  $F_{1,62}=14.97$ ,  $P<0.01$ ; interacción:  $F_{1,61}=0.01$ ,  $P=0.929$ ). Este patrón puede estar relacionado con diferencias en el estado reproductor de las hembras en las diferentes poblaciones (Moreno, 1989).

#### *Caracteres morfométricos relacionados con el vuelo*

Las Currucas del norte tienen alas más largas y colas más cortas que las del sur (Fig. 2). La forma del ala fue estimada con los dos primeros factores del Análisis de Componentes Principales realizado con las distancias de las primarias a la punta del ala (Tabla 3). Los valores positivos del primer componente (CP1b) describe el incremento de la distancia de las plumas más internas (p1-p6) a la punta del ala; los valores del CP1b pueden por tanto ser utilizados como un índice de la puntiagudez del ala. A pesar de que la longitud del ala y su apuntamiento están correlacionadas, este índice de la forma alar muestra diferencias consistentes entre las poblaciones migradoras y las del sur cuando se controla el efecto de su longitud (ANCOVA; efecto norte-sur:  $F_{1,45}=9.67$ ,  $P=0.003$ ; covariante longitud el ala:  $F_{1,45}=34.70$ ,  $P<0.001$ ; interacción  $F_{1,44}=3.05$ ,  $P=0.09$ ). El

CP2b se correlaciona con las distancias de las primarias más externas (p8-p9) a la punta del ala, siendo por tanto un indicador de la redondez del ala. Este CP2b también se correlaciona con la longitud del ala pero a pesar de ésta, se encuentran diferencias entre las poblaciones de Currucas del norte y las poblaciones del sur (ANCOVA; efecto norte-sur:  $F_{1,45} = 32.96$ ,  $P < 0.001$ ; covariante longitud del ala:  $F_{1,45} = 15.91$ ,  $P < 0.001$ ; interacción  $F_{1,44} = 2.87$ ,  $P = 0.098$ ), con mayores valores en esta última. Después de controlar el efecto del tamaño, las poblaciones de Currucas del norte continúan teniendo alas más largas y puntiagudas que las del sur (Tabla 4), pero no se encuentran diferencias en la longitud de la cola, la cual se correlaciona con el tamaño corporal de forma diferente en las poblaciones de Currucas del norte y las del sur (Fig. 4). Los valores medios de los caracteres morfológicos relacionados con el vuelo no se correlacionaron con la estructura del hábitat, estimada por medio de la cobertura de árboles y de arbustos de cada localidad (Tabla 5).

#### *Caracteres morfométricos relacionados con la alimentación*

Las Currucas del norte tienen el tarso más corto, el culmen más estrecho y el pico más corto que las Currucas del sur (Fig. 2). Picos más pequeños probablemente estén relacionados con una menor capacidad de abertura del mismo. La anchura del pico se correlacionó con su longitud ( $r=0.48$ ,  $P=0.031$ ) y marginalmente con el culmen ( $r=0.30$ ,  $P=0.192$ ) en 20 Currucas (7 sedentarias y 13 migradoras de acuerdo a su morfometría) medidas en invierno en las dos localidades del sur. Una regresión múltiple con ambas características del pico explicaron un 37 % de la varianza en la anchura del pico ( $\text{ancho} = -4.89 + 0.47 \text{ longitud} + 0.89 \text{ culmen}$ ,  $r=0.61$ ,  $P=0.001$ ). Después de controlar el efecto del tamaño estructural, las Currucas del norte tuvieron tarsos más cortos y culmen menor

que las del sur. Sin embargo, no se encontraron diferencias en la longitud del pico (Tabla 4), carácter que difiere entre grupos dado que la longitud del pico de las Currucas del norte no se asocia al tamaño del ave como sucede en las del sur (Fig. 5).

## DISCUSIÓN

En el gradiente estudiado, la morfología de las Currucas Capirotadas difiere entre las poblaciones del norte y las del sur. Las diferencias morfológicas encontradas parecen estar relacionados funcionalmente con la contrastada estacionalidad de sus hábitos de cría. Variaciones en el tamaño y forma del ala, y en la longitud de la cola pueden ser explicadas por los diferentes patrones de migración que desarrollan las poblaciones del norte y sur de la Península, teniendo en cuenta que estos caracteres no parecen estar afectados por la estructura de la vegetación (ver Leisler & Winkler, 1985 para unos resultados similares en un estudio comparado del género *Sylvia*). Con respecto a los caracteres asociados con la alimentación, nuestros datos apoyan la hipótesis de que las poblaciones de Currucas migradoras están más especializadas en la captura y búsqueda de invertebrados del follaje. Las Currucas del sur parecen ser menos especializadas en la búsqueda de invertebrados y presentan, sin embargo, características que sugieren una mayor habilidad para la explotación de los frutos. Los tarsos largos favorecen, por ejemplo, la capacidad de pivotamiento desde el punto donde están posados, adquiriendo de este modo un mayor campo de acción por lo que podrán tener acceso a frutos menos accesibles. Por otro lado, tendrán mayor facilidad en la ingestión de frutos por la mayor anchura de sus picos (Herrera, 1984b; Jordano, 1987; Rey & Gutiérrez, 1996).

En este trabajo surgen dos patrones que requerirán más investigaciones. El primero se refiere al mayor tamaño y peso de las Currucas del sur. De acuerdo con



nuestra hipótesis básica, el pequeño tamaño corporal de las Currucas del norte puede ser interpretado como una adaptación a la alimentación en sustratos flexibles y poco estables como las ramas finas y las hojas (Gustafsson, 1988; Moreno *et al.*, 1997). Una interpretación alternativa, podría ser que los resultados obtenidos sean debidos al efecto de la disponibilidad de alimento en el crecimiento de los pollos y el tamaño final de los mismos (Geist, 1989; Martin & Bellot, 1990; Baker, 1992). En la región Mediterránea, la productividad primaria y, asociada a ésta, la disponibilidad de insectos, está ligada a las precipitaciones por lo que esperaríamos encontrar pájaros más grandes en las localidades donde las lluvias son más abundantes. De hecho, la distribución del peso en los machos parece seguir esta tendencia en las poblaciones del norte y en las poblaciones del sur separadamente, con una reducción del peso desde las localidades con más precipitaciones a las más secas (Fig. 2). Sin embargo, el efecto potencial de la productividad no puede explicar las diferencias encontradas en el tamaño estructural, ya que las Currucas de las localidades con mayores precipitaciones (Álava en el norte vs frente a Tarifa-Ojén en el sur) difieren consistentemente en el tamaño. Es posible que, dado el efecto positivo de la temperatura en la productividad de zonas húmedas (Rosenzweig, 1968), las cálidas y lluviosas localidades del sur podrían ser más productivas que las del norte, facilitando una mayor tasa de crecimiento de los pollos y un mayor tamaño final de los mismos.

El segundo patrón obtenido en este estudio, se refiere a la distinta relación alométrica entre la longitud del pico y de la cola con el tamaño corporal, en las poblaciones de Currucas del norte y del sur. Es difícil de interpretar “a posteriori” estos patrones morfológicos en el contexto de nuestro trabajo (ver Ricklefs & Miles, 1994 para una discusión de los problemas de las interpretaciones ecológicas y evolutivas derivadas de la morfología). Sin embargo, este resultado refuerza la visión de que el

diseño morfológico de ambos grupos de Currucas están modelados por diferentes presiones.

A pesar de las diferencias observadas, la morfometría y estructura del ala de las cinco poblaciones ibéricas son más similares al grupo *heineken* que al nominal *atricapilla*. Las Currucas del grupo nominal tienden a acentuar las diferencias observadas entre los dos grupos de Currucas ibéricas (alas más puntiagudas y largas, colas y picos más cortos, etc.; ver Fig. 6 y Cramp, 1992 para una comparación detallada). La Península Ibérica ha sido frecuentemente contemplada como un área periférica donde las poblaciones de una serie de paseriformes han evolucionado aisladas del resto de sus poblaciones europeas durante el Pleistoceno (Baker, 1992; Helbig *et al.*, 1996; Merilä *et al.*, 1996). Nuestros datos sugieren la hipótesis de que las Currucas ibéricas forma un grupo interrelacionado, donde las poblaciones migradoras han descendido de las del sur, cuyas diferencias morfológicas son el resultado de la adaptación a la estacionalidad de sus áreas de cría. También es posible que este proceso haya saltado más allá de la península Ibérica y que Currucas de origen ibérico hayan colonizado sectores más norteños del Paleártico occidental, como de hecho parece haber ocurrido con otros vertebrados ibéricos (Taberlet & Bouvet, 1994). Si éste fuera el caso, la relativa similitud de las poblaciones de Currucas ibéricas puede ser un resultado de la escala de nuestra aproximación, ya que ésta cubre una pequeña parte de la variación clinal de la especie (Cramp, 1992). El origen y relación de las poblaciones del Paleártico Occidental deben ser resueltas con aproximaciones metodológicas más potentes (ej. Zink, 1996).

Aunque no deberíamos pasar por alto la velocidad con que las poblaciones de pájaros pueden cambiar sus patrones migratorios (ej. Berthold *et al.*, 1990, 1992 para *Sylvia atricapilla*) y morfológicos (James, 1983), las diferencias observadas entre las

poblaciones ibéricas no parecen haber evolucionado recientemente. En cambio, es probable que sean consecuencia del cambio climático asociado a la retirada de las glaciaciones (Moreau, 1954; Harrison, 1982; Pice *et al.*, 1997). Los bosques húmedos del extremo suroccidental de la península Ibérica, ocupados actualmente por las *Currucas* sedentarias, son refugios de una serie de organismos forestales que parecen haber resistido los rigores del clima desde el Pleistoceno (ver área de estudio) y las modificaciones humanas de los bosques ibéricos. En la península Ibérica, por ejemplo, el efecto de la actuación humana ha sido la modificación de los bosques umbrófilos, provocando un reemplazamiento de especies como *Quercus pyrenaica* y *Quercus faginea* por otras que están mejor adaptadas a condiciones más xéricas (*Quercus ilex*; Costa *et al.*, 1990; Peñalba, 1994), pero cuya capacidad para mantener poblaciones de *Currucas Capirotadas* y otros pájaros forestales paleárticos está seriamente reducida (Santos & Tellería, 1995). Dentro de este contexto, las poblaciones de *Currucas* instaladas en los cálidos y umbrófilos bosques del sur de la península Ibérica (como otras del extremo suroeste del Paleártico, la mayoría de las cuales son asignadas al grupo *heineken*) podrían parecerse a aquellas que empezaron el proceso de recolonización estacional del centro y norte de Iberia al final del Pleistoceno.

Si las diferencias morfológicas descritas entre los dos grupos de *Currucas* ibéricas tienen una base genética, como parece ser el caso con esta especie (Berthold & Querner, 1981; ver Berthod, 1993 para una revisión), el estatus de conservación de las poblaciones meridionales, mucho menos numerosas que las poblaciones migradoras, debería ser revisado (Lesica & Allendorf, 1995). También sería muy interesante ampliar el estudio a otros passeriformes forestales que tienen un patrón de distribución estacional y geográfico similar en el Paleártico y en las penínsulas mediterráneas (Harrison, 1982).

AGRADECIMIENTOS.- A C. L. Alonso, J. A. Balado, S. Carravilla, J. Delgado, R. Maldonado, B. J. Parra, E. Virgós y a los alumnos de Zoología de Vertebrados de la Universidad Complutense (curso 1995-1996) por su ayuda en el trabajo de campo. Al Dr. M. Fernández-Cruz (UCM), Dra. Eulalia Moreno (CSIC) y al Dr. José Díaz por su ayuda en diferentes aspectos del estudio. Al Dr. M. Björklund y a un revisor anónimo por sus constructivas críticas en versiones preliminares de este trabajo. A Javier Pérez-Tris por la valiosa aportación en el análisis de la forma del pico. A la Diputación Foral de Álava, Agencia de Medio Ambiente de Madrid, Parque Natural de Peñalara, Agencia de Medio Ambiente de Andalucía (Cádiz) y al Sr. Carlos Masaveu Mora-Figueroa (Las Lomas) por sus permisos para la captura de medidas de las Currucas Capirotadas. El estudio ha sido financiado por DGICYT (proyecto PB92-0238)

## BIBLIOGRAFÍA

- BAKER, A. J. 1992. Genetic and morphometric divergence in ancestral European and descendent New Zealand populations of Caffinchs (*Fringilla coelebs*). *Evolution*, 46: 1784-1800.
- BERTHOLD, P. 1993. Bird Migration. A General Survey. Oxford University Press, Oxford.
- BERTHOLD, P. & QUERNER, U. 1981. Genetic basis of migratory behavior in European Blackcaps. *Science*, 212: 77-79.
- BERTHOLD, P., HELBIG, A. J., MOHR, G. & QUERNER, U. 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature*, 360: 668-670.
- BERTHOLD, P., WILTSCHKO, W., MILTENBERG, H. & QUERNER, U. 1990. Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population. *Experientia*, 46: 107-108.
- CARRASCAL, L. M., MORENO, E. & TELLERÍA, J. L. 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Holarctic Ecology*, 13: 105-111.
- COSTA, M., GARCÍA, M., MORLA, C. & SÁINZ, H. 1990. La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología*, 1: 31-58.
- CRAMP, S. (ed) 1992. *The Birds of the Western Palaearctic*. Vol VI. Oxford University Press, Oxford.
- CUADRADO, M. 1994. Site-tenacity and life-time expectancy of resident and overwintering Blackcaps *Sylvia atricapilla* in the Mediterranean. *Ringling & Migration*, 15: 58-59
- CHANDLER, C. R. & MULVIHILL, R. S. 1988. The use of wing shape indices: an evaluation. *Ornis Scandinavica*, 19: 212-216.
- FINLAYSON, J. C. 1981. Seasonal distribution, weights and fat of passerine migrants at Gibraltar. *Ibis*, 123: 88-95.
- FREEMAN, S. & JACKSON, W. M. 1990. Univariante metrics are not adequated to measure avian body size. *Auk*, 107: 69-74.
- FRENCHEL, B. 1968. The Pleistocene vegetation of northern Eurasia. *Science*, 161: 637-649.
- FUENTES, M. 1992. Latitudinal and elevational variation in fruiting phenology among western European bird-dispersed plants. *Ecography*, 15: 177-183.

- GEIST, V. 1989. Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 1035-1038.
- GUIJIÁN, J. 1985. Datos sobre el régimen alimenticio de los passeriformes de un bosque montano de la Cordillera Cantábrica. *Ardeola*, 32: 155-172.
- GUSTAFSSON, L. 1988. Foraging behaviour of individual coal tits, *Parus ater*, in relation to their age, sex, and morphology. *Animal Behaviour*, 36: 696-704.
- HARRISON, C. 1982. *An atlas of birds of the Western Palearctic*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- HELBIG, A. J., MARTENS, J., SEIBOLD, I., HENNING, F., SCHOTTLER, B. & WINK, M. 1996. Phylogeny and species limits in the Palaearctic chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence. *Ibis*, 138: 650-666.
- HERRERA, C. M. 1984a. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54: 1-23.
- HERRERA, C. M. 1984b. Adaptations to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65: 609-617.
- HERRERA, C. M. 1985. Habitat-consumer Interactions in Frugivorous Birds. In: Cody, M. L. (ed.). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, Orlando, pp: 341-365.
- JAMES, F. C. 1982. The ecological morphology of birds. A review. *Annual Zoology Fennica*, 19: 275-185.
- JAMES, F. C. 1983. Environmental component of morphological differentiation in birds. *Science*, 221: 184-186.
- JORDANO, P. 1987. Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean Sylviid warblers (*Sylvia* spp.). - *Ibis*, 129: 175-189.
- JORDANO, P. & HERRERA, C. M. 1981. The frugivorous diet of blackcap population (*Sylvia atricapilla*) wintering in southern Spain. *Ibis*, 123: 502-507.
- LARSEN, D. L. & BOCK, C. E. 1986. Determining avian habitat preference by bird-centered vegetation sampling. En: Verner, J., Morrison, M. L. & Ralph, C. J. (eds.). *Wildlife 2000: Modelling habitat relationships of Terrestrial Vertebrates*. University of Wisconsin Press, Madison, pp. 37-43.
- LEDERER, R. J. 1972. Bill size, food size, and jaw forces of insectivorous birds. *Auk*, 92: 385-387.
- LEDERER, R. J. 1984. A view of avian ecomorphology hypotheses. *Ökol. Vögel*, 6: 119-126.
- LEISLER, B. & WINKLER, H. 1985. Ecomorphology. *Current Ornithology*, 2: 155-186.
- LESICA, P. & ALLENDORF, F. W. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 9: 753-760.
- MARCHETTI, K., PRICE, T. & RICHMAN, A. 1995. Correlates of wing morphology with foraging behaviour and migration distances in the genus *Phylloscopus*. *Journal of Avian Biology*, 26: 177-181.
- MARTIN, L. & BELLOT, M. D. 1990. Variation in morphology, laying date and clutch size between non-Mediterranean and Mediterranean Blue tits. - En: Blondel, J., Gosler, A., Lebreton, J. D. and McCleery, R. (eds). *Population Biology of Passerines Birds. An Integrated Approach*. - Nato ASI Series, Springer-Verlag, Berlin, pp: 157-164.
- MERILÄ, J., BJÖRKLUND, M. & BAKER, A.J. 1996. Genetic population structure and gradual northward decline in genetic variability in the Greenfinch (*Carduelis chloris*). *Evolution*, 50: 2548-2557.

- MOREAU, R. E. 1954. The main vicissitudes of the European avifauna since the Pliocene. *Ibis*, 96: 411-431.
- MORENO, E. & CARRASCAL, L. M. 1993. Leg morphology and feeding postures in four *Parus* species: an experimental ecomorphological approach. *Ecology*, 74: 2037-2044.
- MORENO, E., BARBOSA, A. & CARRASCAL, L. M. 1997. Should congruence between intra- and interspecific ecomorphological relationships be expected? A case study with the great tit *Parus major*. *Proceeding of the Royal Society of London B* 264: 533-539.
- MORENO, J. 1989. Strategies of mass change in breeding birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37: 297-310.
- NORBERG, U. M. 1979. Morphology of the wing, legs and tail of three coniferous forest tits, the goldcrest and the treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 287: 131-165.
- NORBERG, U. M. 1990. *Vertebrate Flight*. Springer-Verlag, Berlin.
- NORBERG, U. M. 1995. How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology*, 9: 48-54.
- NORMAN, S. C. 1997. Juvenile wing shape, wing moult and weight in the family Sylviidae. *Ibis*, 139: 617-630.
- PEÑALBA, M. C. 1994. The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology*, 82: 815-832.
- PIERSMA, T. & DAVIDSON, N. C. 1991. Confusions of Mass and Size. *Auk*, 108: 441-444.
- PRICE, T. D., HELBIG, A. J. & RICHMAN, A. D. 1997. Evolution of breeding distributions in the Old World leaf warblers (Genus *Phylloscopus*). *Evolution*, 51: 552-561.
- REY, P. J. & GUTIÉRREZ, J. E. 1996. Pecking of olives by frugivorous birds: a shift in feeding behaviour to overcome gape limitation. *Journal of Avian Biology*, 27: 327-333.
- RICKLEFS, R. E. & MILES, D. B. 1994. Ecological and evolutionary inference from morphology: an ecological perspective. - In Wainwright, P.C. and Reilly, S.M. (eds). *Ecological Morphology*. - The University of Chicago Press, Chicago, pp: 13-41.
- RISING, J. D. & SOMERS, K. M. 1989. The measurement of overall body size in birds. *Auk*, 106: 666-674.
- ROSENZWEIG, M. L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist*, 102: 67-74.
- SANTOS, T. & TELLERÍA, J. L. 1995. Global environmental change and the future to Mediterranean forest avifauna. En Moreno, J. M. y Oechel, W. C. (eds). *Mediterranean-Type Ecosystems*. Springer-Verlag, New York, pp. 457-470.
- SCHULENBERG, T. S. 1983. Foraging behaviour, ecomorphology and systematic of some antshrikes (Formicariidae: *Thamnomanes*). *Wilson Bulletin*, 95: 505-521.
- STATSOFT, INC. 1996. *STATISTICA for Windows (Computer program manual)*. Tulsa.
- SVENSSON, L. 1992. *Identification guide to European passerines*. - 4th ed. Stockholm. L. Svensson.
- TABERLET, P. & BOUVET, J. 1994. Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 255: 195-200.

- TELLERÍA, J. L. 1981. *La migración de las aves por el Estrecho de Gibraltar. II No planeadoras*. Ed. Universidad Complutense, Madrid.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1993. Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border?. *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- THORPE, R. S. 1996. The use of DNA divergence to help determinate the correlates of evolution of morphological character. *Evolution*, 50: 524-531.
- ZINK, R. M. 1996. Comparative phylogeography in North American birds. *Evolution*, 50: 308-317.
- ZINK, R. M. & REMSEN, J. V. 1986. Evolutionary Process and Patterns of Geographic Variation in Birds. *Current Ornithology*, 4: 1-69.

TABLA 1

ANOVA bifactorial (efectos población y sexo) de las variables morfológicas entre las cinco poblaciones de Currucas estudiadas.

*[Two way ANOVA (effects: population and sex) with morphological variables describing the five study populations of Iberian Blackcaps.]*

	población [population]			sexo [sex]			interacción [interaction]		
	g.l.[df]	F	P	g.l.[df]	F	P	g.l.[df]	F	P
Peso [Weight]	4,220	10.12	<0.001	1,220	24.93	<0.001	4,220	3.35	0.012
Tarso [Tarsus]	4,222	10.68	<0.001	1,222	0.02	0.887	4,222	2.04	0.090
Long. pico [Bill Length]	4,223	1.02	0.396	1,223	0.00	0.989	4,223	0.10	0.981
Culmen [Culmen]	4,199	7.28	<0.001	1,199	0.81	0.370	4,199	0.70	0.590
Ala [Wing]	4,223	3.78	0.005	1,223	0.46	0.496	4,223	0.34	0.849
Cola [Tail]	4,196	4.11	0.003	1,196	1.22	0.270	4,196	0.24	0.916



TABLA 2

Resultado del análisis de Componentes Principales de los cinco caracteres utilizados para el cálculo del tamaño estructural de las Currucas Capirotadas. Sólo los componentes con autovalores superiores a 1 son mostrados.

*[Factor loadings of the Principal Components Analysis of the five morphological traits used to evaluate the structural size of Blackcaps. Only components with eigenvalues over 1 have been shown.]*

	PC1a	PC2a
Ala	0.697***	0.342***
<i>[Wing]</i>		
Cola	0.793***	0.755***
<i>[Tail]</i>		
Culmen	0.615***	0.326***
<i>[Culmen]</i>		
Longitud del pico	0.313***	-0.387***
<i>[Bill length]</i>		
Tarso	0.627***	-0.502***
<i>[Tarsus]</i>		
Autovalor	1.9712	1.195
<i>[Eigenvalue]</i>		
Varianza	39.43	23.91
<i>[Variance]</i>		

\*\*\*:  $p < 0.001$

TABLA 3

Resultados del análisis de Componentes Principales de las distancias de las primarias 1-9 a la punta del ala. Se seleccionaron los componentes con autovalor mayor a 1.

*[Factor loadings of the Principal Components Analysis of the distances of the primary feathers 1-9 to the wing tip. Only components with eigenvalues over 1 have been shown.]*

	PC1b	PC2b
P9	-0.177	0.837**
P8	-0.329*	0.731**
P6	0.770**	-0.027
P5	0.906**	0.060
P4	0.942**	0.061
P3	0.942**	0.129
P2	0.918**	0.079
P1	0.850**	0.121
Autovalor	4.897	1.281
<i>[Eigenvalue]</i>		
Varianza	61.208	16.009
<i>[Variance]</i>		

\*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$

TABLA 4.

ANCOVA (el tamaño estructural como covariante: CP1a) para analizar el efecto localidad (norte-sur) en los caracteres morfológicos. El signo de covariación con el CP1a es siempre positivo y el patrón de diferencias entre los grupos de aves del norte y sur son como se reflejan en las Figs. 2 y 3.

*[ANCOVA (effect: northern/southern birds; covariate: body size as reflected by CP1a) with morphological traits describing northern and southern birds. The sign of covariation with CP1a is always positive and the patterns of differences among northern and southern groups of birds are as depicted in Figs 2 and 3.]*

	norte-sur [northern-southern]			Tamaño corporal: CP1a [Body size: CP1a]			interacción [interaction]		
	g.l.[df]	F	P	g.l.[df]	F	P	g.l.[df]	F	P
Puntiagudez del ala (CP1b)	1,43	30.97	<0.001	1,43	14.25	<0.001	1,42	0.04	0.852
[Wing pointness]									
Tarso	1,199	31.29	<0.001	1,199	1.20	<0.001	1,198	0.16	0.685
[Tarsus]									
Long. pico	1,199	0.25	0.600	1,199	17.96	<0.001	1,198	13.86	<0.001
[Bill Length]									
Culmen	1,199	7.13	0.008	1,199	95.26	<0.001	1,198	0.14	0.713
[Culmen]									
Ala	1,199	152.37	<0.001	1,199	430.13	<0.001	1,198	0.37	0.545
[Wing]									
Cola	1,199	1.93	0.166	1,199	290.54	<0.001	1,198	7.66	0.006
[Tail]									

TABLA 5

Medias  $\pm$  errores estándar de las coberturas de árboles y arbustos (%) en las cinco localidades estudiadas y los coeficientes de correlación de Spearman entre las coberturas y las medias poblacionales de los índices morfométricos relacionados con el vuelo. Ala y cola son las medias ajustadas del ANCOVA de la Tabla 4. CP1b describe la puntiagudez del ala. Ninguna correlación fue estadísticamente significativa.

*[Means  $\pm$  standard errors of tree and shrub covers (%) in the five localities studied and Spearman correlation coefficients between these values and the population means for the morphometric indices related to flight. Wing and tail are the adjusted means of ANCOVA in Table 4. PC1b describes wing pointedness. No correlations were statistically significant]*

	Álava	Guada.	Madrid	Ojén	Tarifa	Ala [Wing]	Cola [Tail]	CP1b
	(n=21)	(n=42)	(n=25)	(n=26)	(n=20)	(n=5)	(n=5)	(n=5)
Arboles (%) [Tree (%)]	58.62 $\pm$ 5.01	27.14 $\pm$ 3.07	36.12 $\pm$ 5.07	40.96 $\pm$ 5.07	14.90 $\pm$ 3.73	0.2	-0.8	0.4
Arbustos (%) [Shrub (%)]	52.38 $\pm$ 4.78	12.17 $\pm$ 1.95	8.36 $\pm$ 1.71	27.15 $\pm$ 4.32	27.80 $\pm$ 3.23	-0.3	0.0	0.1

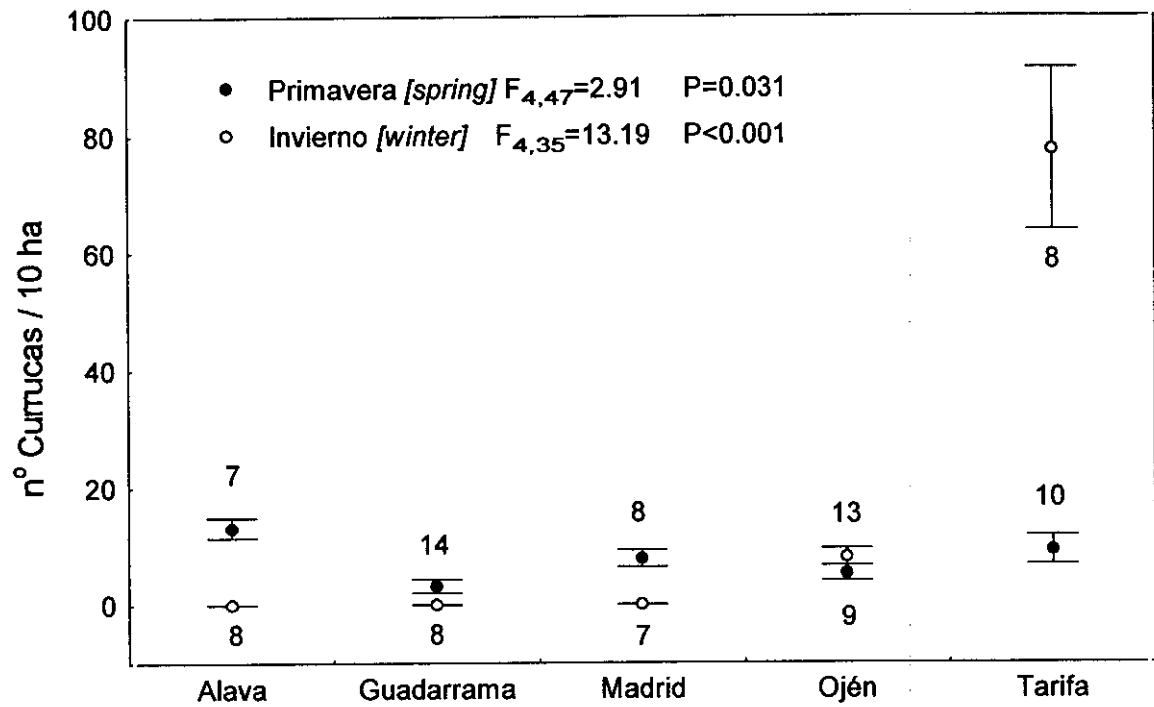


FIGURA 1. Densidades de Currucas Capirotadas (media  $\pm$  e.s.) en las cinco localidades de estudio en primavera e invierno. El resultado del ANOVA unifactorial y el número de transectos censados por área y estación son mostrados:

[Blackcap densities (mean  $\pm$  s.e.) in the five study areas in spring and winter. Results of one-way ANOVA analyses and number of transects censused for area and season are shown.]

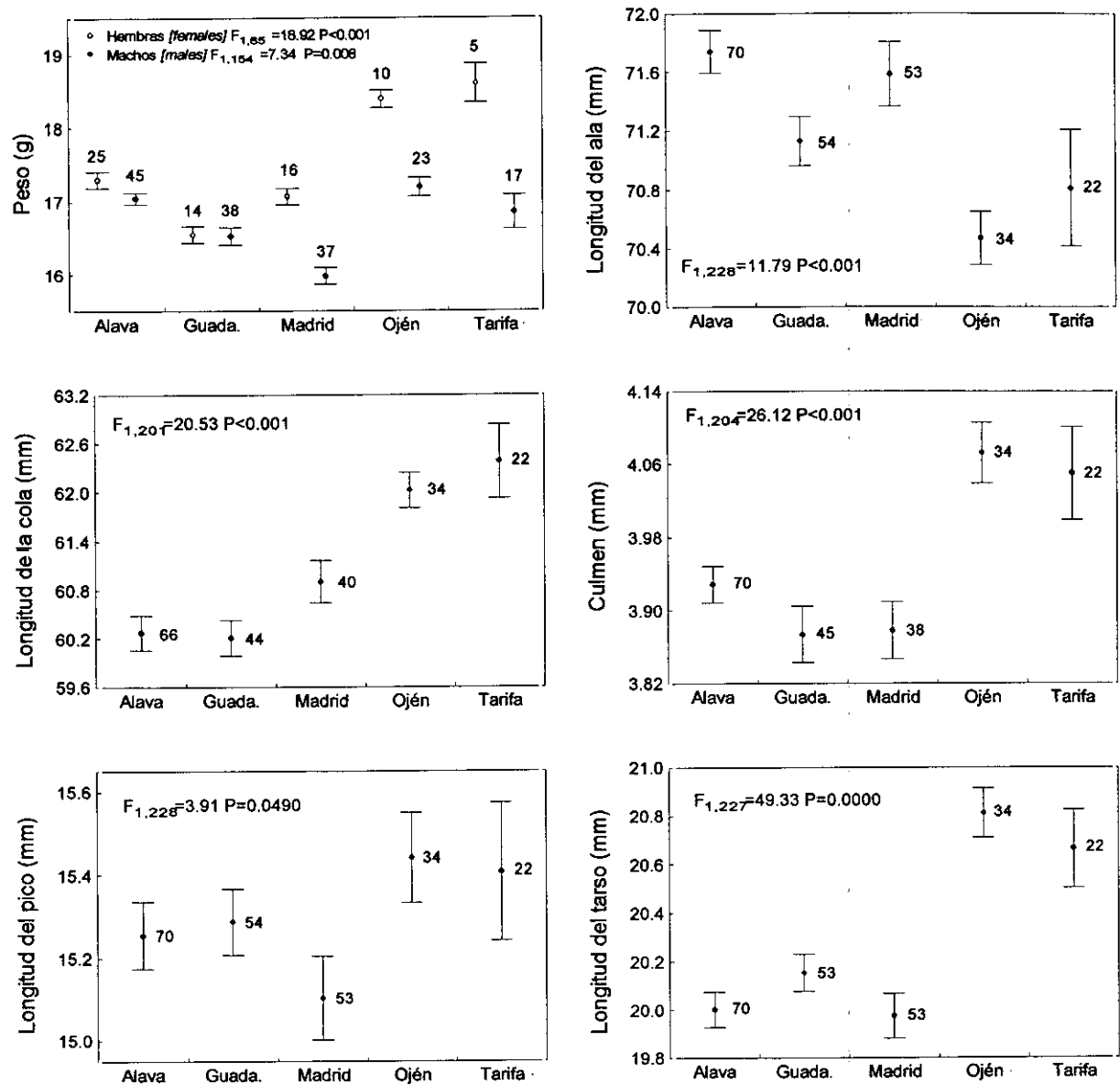


FIGURA 2. Distribución de los datos de los seis caracteres morfométricos estudiados (media  $\pm$  e.s.) en las cinco poblaciones de Currucas. Los resultados del ANOVA con Comparaciones Planificadas entre las tres poblaciones del norte y las dos del sur, y el tamaño de muestra son indicados en el gráfico.

[Distribution of six morphometric traits (Weight, wing length, tail length, culmen, bill length and tarsus length. Mean  $\pm$  s.e.) in the five Blackcap populations. Results of ANOVA Planned Comparisons between the three northern and the two southern populations and sample sizes in each locality are shown.]

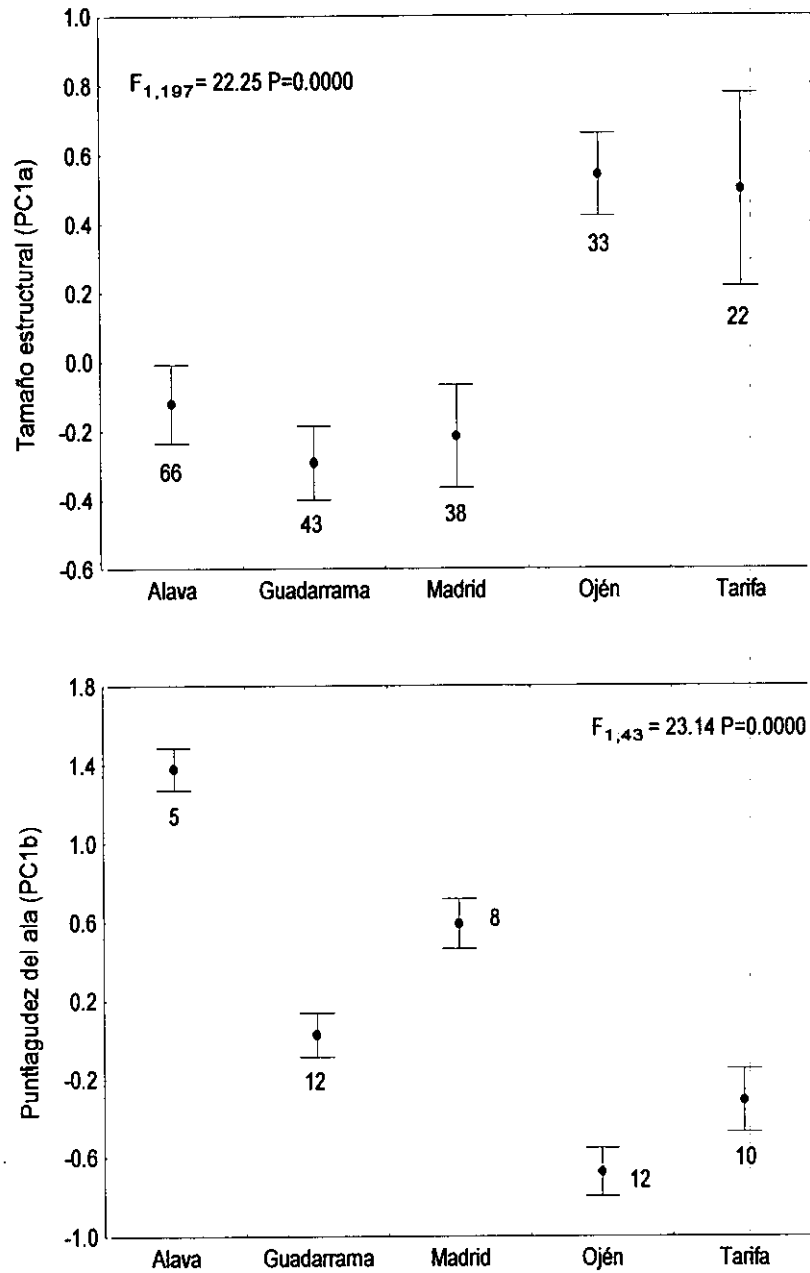


FIGURA 3. Distribución de las medias ( $\pm$  e.s.) del tamaño estructural (CP1a) y la puntigudez del ala (CP1b) de las cinco poblaciones de Currucas Capirotadas. Los resultados del ANOVA con comparaciones planificadas entre las tres poblaciones nortenas y las dos del sur y los tamaños muestrales son indicados en el gráfico.

[Distribution of the structural size and wing pointedness in the five Blackcap populations as defined by the mean ( $\pm$  s.e.) factor scores in PC1a and PC1b. Results of ANOVA Planned Comparisons between the three northern and the two southern populations and sample sizes in each locality are shown.]

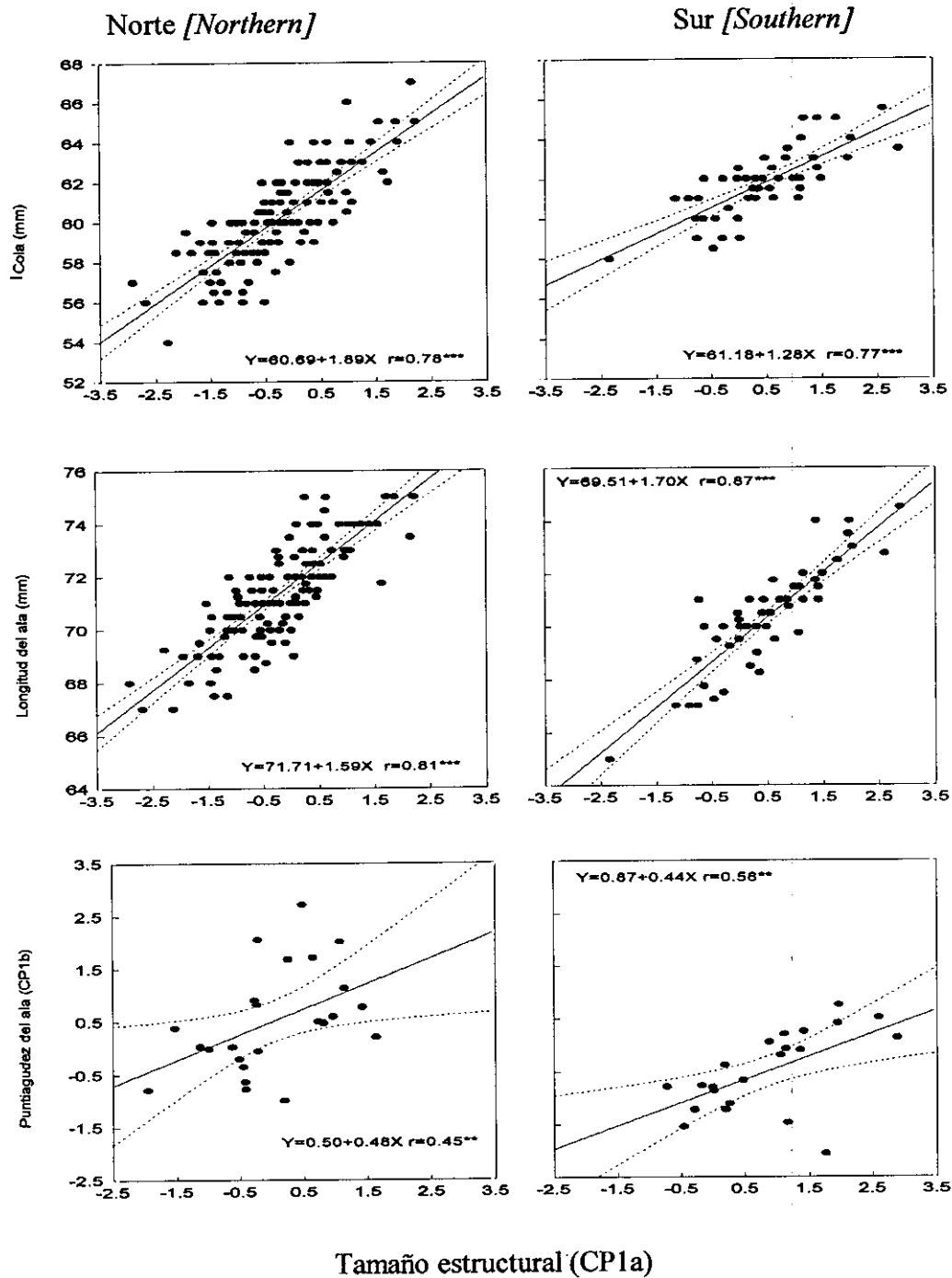


FIGURA 4. Relación entre los tres caracteres morfométricos relacionados con el vuelo y el tamaño estructural (CP1a) en las Currucas del norte y sur. En las Currucas del norte para la cola y el ala  $n=147$  y  $n=24$  para el tamaño estructural. En el sur, los correspondientes tamaños estructurales son 55, 55 y 22.

[Relationships between three flight-related morphometric features and the structural size (PC1a) of northern and southern birds. In northern birds  $n=147$  for tail and wing length,  $n=24$  for structural size. In southern birds corresponding sample size are 55, 55 and 22.]



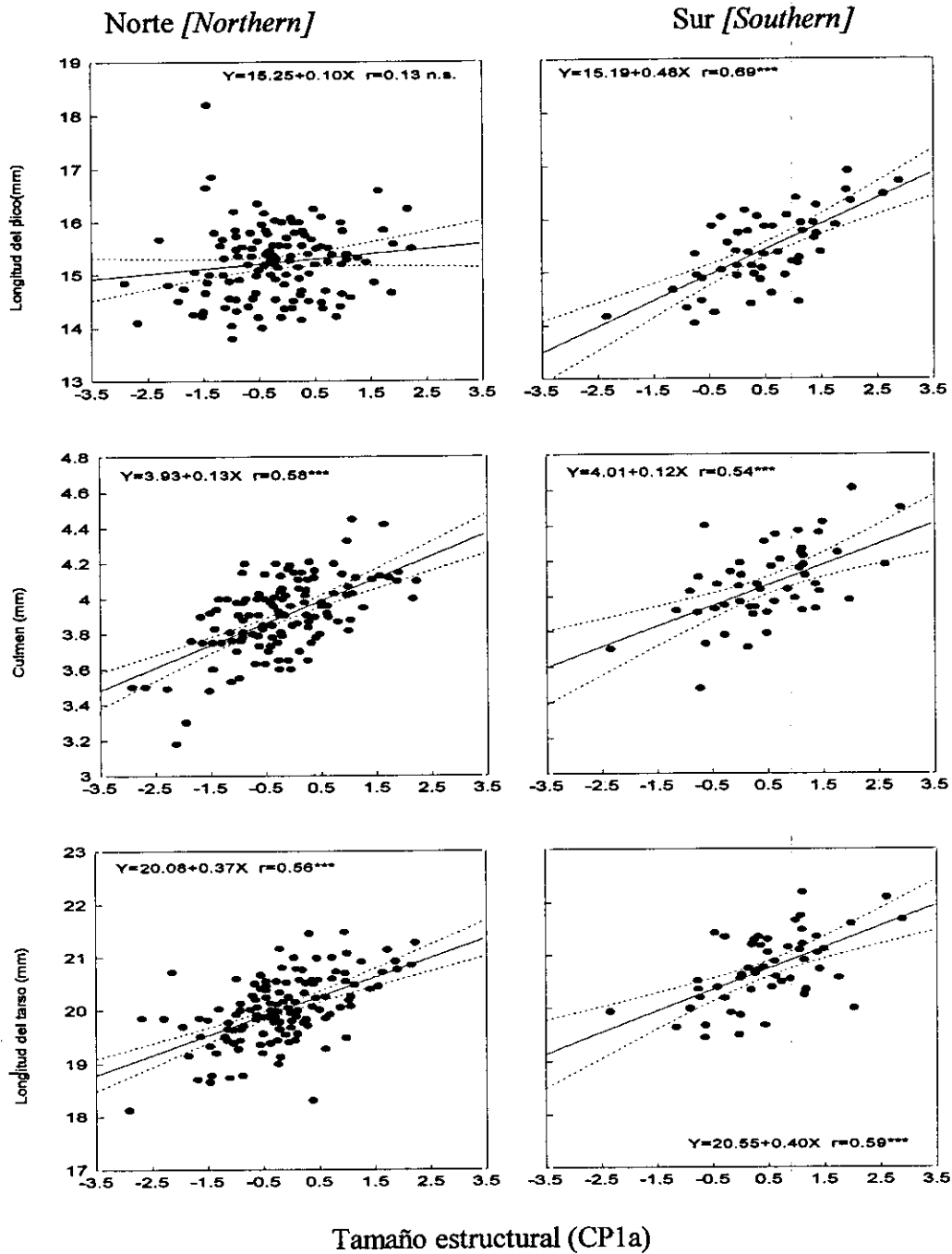


FIGURA 5. Relación entre los tres caracteres morfométricos relacionados con la alimentación y el tamaño estructural (CP1a) en las Currucas del norte y sur. El tamaño muestral es 147 para las Currucas del norte y 55 para las del sur.

[Relationships between three feeding-related morphometric features and the structural size (PC1a) of northern and southern birds. Sample size are 147 for northern and 55 for southern birds.]

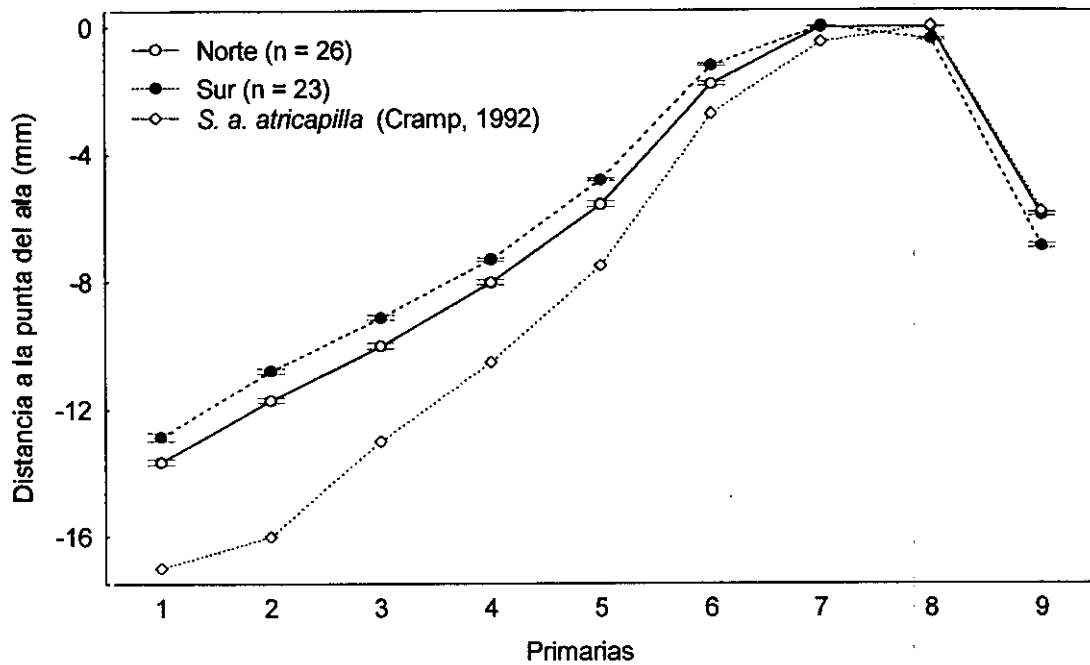


FIGURA 6. Forma del ala de las poblaciones *Currucas Capirotadas* del norte y sur de la península Ibérica. Se representa la distancia media ( $\pm$  e.s.) de las primarias 1-9 a la punta del ala. También se representa la forma del ala del grupo nominal *atricapilla*, definido por las distancias a la punta del ala descritas en Cramp, 1992.

[Wing shapes of northern and southern populations of Iberian Blackcaps as defined by the mean distances ( $\pm$  s.e.) of primary feathers P1-P9 to wing tip. For comparison, the wing shape of nominate *atricapilla*, as defined by the median distances of P1-P9 to the wing tip is also given. Data for *atricapilla* from Cramp (1992).]

*Capítulo 4*

**INCREMENTO DE LA ASIMETRIA DEL TARSO EN TRES  
POBLACIONES DE CURRUCAS CAPIROTADAS *Sylvia atricapilla*  
RELACIONADO CON LA PROXIMIDAD AL LIMITE DE SU  
DISTRIBUCION**

*Increasing asymmetry of tarsus length in three populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* as related to proximity to range boundary. Ibis, 140 (1998): 145-147.*

RESUMEN. *Incremento de la asimetría del tarso en tres poblaciones de Currucas Capirotadas* *Sylvia atricapilla* *relacionado con la proximidad al límite de su distribución.* En este trabajo medimos la asimetría fluctuante del tarso en las Currucas Capirotadas de tres localidades ibéricas, representativas de los medios ocupados por la especie en la mitad norte de la Península. Se encuentran distribuidas a lo largo del gradiente climático ibérico, donde las precipitaciones disminuyen hacia el sur, en el mismo sentido en que aumentan las temperaturas. Según nuestros resultados, las Currucas de los medios más calurosos son más asimétricas. Por tanto, las Currucas de los medios más xéricos se encuentran sometidos a un mayor estrés ambiental, creciendo los jóvenes en peores condiciones. Estos resultados apoyan la teoría de que las aves de óptimo eurosiberiano se encuentran inadaptadas a las condiciones de la región Mediterránea durante el período reproductor, donde los pollos crecerán en peores condiciones. Los resultados son discutidos en función de su situación de las localidades respecto al límite de su distribución.

SUMMARY. *Increasing asymmetry of tarsus length in three populations of Blackcaps Sylvia atricapilla as related to proximity to range boundary.* In this paper, we measure fluctuating asymmetry of tarsus length of Blackcaps in three Iberian localities. This localities are representative of Iberian climatic gradient, where precipitation decrease and temperature increase towards south. Blackcaps of warmer and xeric localities are more asymmetric, therefore these Blackcaps are grown in worse environment than Blackcaps in the northern localities, where they are more close to the centre of specie's range. These results support the idea that eurosiberian birds are inadapted to mediterranean habitat type, where nestlings grow in worse condition in comparison with eurosiberian birds. The results are discussed in relation to a decrease in habitat quality toward the range boundary.

## INTRODUCCIÓN

La capacidad de los organismos para prosperar en una región dada disminuye hacia los límites de su distribución (Hengeveld & Haeck, 1982; Brown, 1984; Lawton, 1993 para una revisión). La región Mediterránea es el margen meridional del Paleártico y se caracteriza por la intensa sequía estival que contrasta con los veranos templados y lluviosos del norte y centro de Europa (Nahal, 1981). La riqueza y abundancia de las comunidades de aves forestales que habitan los bosques de esta región son una muestra empobrecida de aquellas que ocupan los bosques eurosiberianos (Tellería & Santos, 1993, 1994 para estudios realizados en la Península ibérica). La mayoría de los passeriformes forestales europeos, ampliamente distribuidos por el Paleártico, disminuyen sus densidades hacia el sur, patrón que se ha interpretado como efecto de la inadaptación de estas especies a las condiciones climáticas de esta región, especialmente a la sequía y a las altas temperaturas estivales (Blondel, 1990a; Santos & Tellería, 1995). Sin embargo, hay que tener en cuenta que la abundancia puede ser un indicador confuso de la calidad del hábitat (Van Horne, 1983), por tanto, es necesario realizar estimas o medidas del efecto del hábitat en la condición física de los individuos que nos permita confirmar la inadecuación de los bosques mediterráneos para las aves forestales del Paleártico.

Blondel (1990b) propone que la estación crítica para la supervivencia de los pájaros en la región Mediterránea es el verano, caluroso y seco, donde las altas temperaturas pueden causar estados de hipertermia y problemas de balance hídrico en los pollos. Esta hipótesis de la inadecuación de los hábitats mediterráneos durante el crecimiento y desarrollo de los pollos se podría abordar a través del análisis de la *asimetría fluctuante*. La asimetría fluctuante, índice del estrés experimentado por el ave durante el desarrollo, es considerada una estima indirecta de la adecuación de los

organismos (Soulé, 1967; Hoffman & Parsons, 1991; Clarke, 1995), habiendo sido utilizado en otros estudios para estimar niveles de estrés en poblaciones periféricas (Parsons, 1992). En este capítulo vamos a analizar los niveles de asimetría fluctuante del tarso en poblaciones periféricas de la Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*). El tarso (tarsometarso) parece ser un carácter adecuado en el que medir la asimetría, dado que su desarrollo es completo cuando los jóvenes salen del nido (Alatalo & Lundberg, 1986; Potti & Merino, 1994 para passeriformes del mismo tamaño), por tanto, la asimetría entre los dos tarsos puede ser utilizada como un índice de estrés durante las primeras fases del desarrollo y el período de estancia en el nido.

La Curruca Capirotada se distribuye por todo el Paleártico occidental (Cramp, 1992) y ocupa prácticamente todos los hábitats forestales de la región atlántica Ibérica. En la España central su distribución es discontinua, limitándose a ocupar los bosques con mayores precipitaciones de los sistemas montañosos y los bosques de ribera (Tellería & Santos, 1993). De hecho, las precipitaciones son el mejor predictor de las densidades de Currucas Capirotadas en la península Ibérica (Tellería & Santos, 1993, 1994). Por tanto, esperamos que sus niveles poblacionales de asimetría fluctuante del tarso aumenten en el mismo sentido en el que aumenta la sequía durante el período de cría.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Area de estudio*

Durante la primavera de 1995 y 1996 estudiamos las Currucas Capirotadas reproductoras en tres localidades con condiciones ambientales contrastadas y que son representativas de los medios que ocupan las Currucas en la mitad norte peninsular

(Carbonell & Tellería, 1998). Las Currucas Capirotadas las estudiamos en bosques de quejigos (*Quercus faginea*) de la provincia de Álava (42°55' N 2°29' W; altitud: 620 m) y de robles (*Quercus pyrenaica*) en la sierra de Guadarrama (40°54' N 3°53' W; altitud: 1100 m), mientras que en la localidad de Madrid (40°30' N 3°4' W; altitud: 600 m) las capturamos en los bosques galería de Chopos (*Populus nigra*), Sauces (*Salix spp.*) y Tamarindos (*Tamarix gallica*) de los ríos Jarama y Guadarrama.

Después de unos años de sequía en la península Ibérica, las precipitaciones aumentaron en 1996 (precipitación total desde Abril a Julio de 1995 y 1996: Álava: 143.6 y 118.4 mm, Guadarrama: 77.5 y 167.9 mm y Madrid: 31.9 y 93.8 mm) disminuyendo la temperatura diaria máxima (temperatura máxima diaria entre los meses de Abril a Julio de 1995 y 1996,  $n = 122$  días por año y región: Álava: 21.9°C y 21.3°C; Guadarrama: 22.6°C y 21.6°C; Madrid: 27.5°C y 26.1°C). La temperatura máxima diaria en primavera varió entre áreas ( $F_{2,726} = 49.2$ ,  $P < 0.001$ ) y entre años ( $F_{1,726} = 4.7$ ,  $P < 0.05$ ; interacción año x área:  $F_{2,726} = 0.2$ , n.s.).

### *Capturas y medidas*

Las Currucas fueron capturadas entre los meses de Mayo y Julio de 1995 y 1996 con redes japonesas utilizando grabaciones de cantos. Este método es especialmente efectivo con machos territoriales (Falls, 1981), aunque también permite capturar hembras y jóvenes volanderos. En cada individuo medimos la longitud del tarso derecho e izquierdo con un calibre de 0.05 mm de precisión (Svensson, 1992). Todas las medidas fueron tomadas por la misma persona para evitar sesgos interpersonales. Como las Currucas fueron difíciles de recapturar (sólo recapturamos cuatro individuos, de los



cuales sólo uno era de años sucesivos), las estimas del error de medida en la longitud del tarso y su asimetría, las realizamos con las medidas de 17 Petirrojos *Erithacus rubecula* que fueron capturados en más de una ocasión en el desarrollo de otro estudio. La asimetría fluctuante fue estimada como la diferencia entre la longitud del tarso derecho e izquierdo (D-I; Palmer & Strobeck, 1986). Ambas medidas fueron altamente repetibles en los Petirrojos (longitud del tarso:  $\%ME = 2.33$ ,  $F_{33,34} = 84.6$ ,  $P < 0.001$ ; asimetría fluctuante:  $\%ME = 8.56$ ,  $F_{16,17} = 22.35$ ,  $P < 0.001$ ; donde  $\%ME$  expresa el porcentaje de la contribución del error a la variabilidad total de la dimensión; ver Bailey & Byrnes, 1990). No se detectó antisimetría en la longitud del tarso de las Currucas, al no diferir significativamente la distribución de los valores (D-I) de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov para una muestra, 1995:  $D_{65} = 0.15$ , n.s.; 1996:  $D_{106} = 0.08$ , n.s.). Por otro lado, tampoco presentaron asimetría direccional, ya que la media de los valores (D-I) no difirió de cero (test de la  $t$  para una muestra, 1995:  $t_{65} = 1.48$ , n.s.; 1996:  $t_{106} = 1.39$ , n.s.; ver Møller, 1995 para una aproximación similar). La longitud del tarso no se correlacionó con el nivel de asimetría del individuo (1995:  $r_{65} = 0.145$ , n.s.; 1996:  $r_{106} = 0.01$ , n.s.). No se encontraron diferencias en la longitud media de los tarsos entre localidades (Tabla 1).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En total, capturamos 93 machos, 27 hembras y 51 jóvenes (Álava:  $n = 78$ ; Guadarrama:  $n = 39$ ; Madrid:  $n = 54$ ). Como las Currucas ibéricas muestran alta tasa de fidelidad por las áreas de cría (Cantos & Tellería, 1994), asumimos que la mayoría de los individuos han nacido en los lugares de captura.

No se encontraron diferencias significativas en los valores de asimetría entre sexos (ANOVA: 1995:  $F_{1,53} = 0.01$ , n.s.; 1996:  $F_{1,63} = 0.2$ , n.s.) o edades (ANOVA: 1995:  $F_{1,63} = 0.2$ , n.s.; 1996:  $F_{1,104} = 0.003$ , n.s.). Sin embargo, la asimetría fluctuante incrementó desde la localidad de Álava a la de Madrid (Fig. 1). La asimetría del tarso varió entre áreas ( $F_{2,165} = 9.2$ ,  $P < 0.001$ ) y años ( $F_{2,165} = 10.5$ ,  $P < 0.01$ ; interacción año x área:  $F_{2,165} = 2.1$ , n.s.). Esta variación entre años afectó mayoritariamente a las de la localidad más meridional (test de la  $t$  para la variación interanual en la asimetría: Álava,  $t_{32,46} = 0.9$ , n.s.; Guadarrama,  $t_{11,28} = 1.5$ , n.s.; Madrid,  $t_{22,32} = 2.7$ ,  $P < 0.01$ ). Esta reducción en la asimetría de las Currucas de Madrid en el año 1996 puede estar relacionada con la mejoría de las condiciones ambientales durante la primavera de 1996 (con temperaturas más suaves y mayores precipitaciones en la localidad de Madrid). Sin embargo, pollos y adultos muestran un patrón similar de variación entre años (ANOVA de tres vías; entre localidades,  $F_{2,159} = 10.4$ ,  $P < 0.01$ ; interanuales,  $F_{1,159} = 6.53$ ,  $P < 0.05$ ; entre edades,  $F_{1,159} = 0.16$ , n.s.; interacción localidad-año  $F_{2,159} = 3.56$ ,  $P < 0.05$ ; otras interacciones n.s.). Como los adultos medidos en 1996 nacieron en 1995 o antes, no es posible que su baja asimetría sea una consecuencia de una reducción del estrés ambiental durante la primavera de 1996. Si la asimetría fluctuante refleja la habilidad de los individuos a enfrentarse a las limitaciones ambientales, la reducción entre los dos años de la asimetría en los adultos podrían reflejar la desaparición de los que se encontraran en peores condiciones físicas (ver Møller, 1995 para una explicación similar en el cambio de los patrones de asimetría en Mirlos Comunes *Turdus merula*). Aunque más datos son claramente necesarios para interpretar la variación interanual de la asimetría (ej. ¿son una consecuencia de la dureza de la sequía del verano de 1995?; ¿es la baja tasa de recaptura interanual un reflejo de una fuerte mortalidad?), los resultados en este trabajo son

consistentes con el contexto teórico en el que se postula el incremento del estrés ambiental en los jóvenes de Currucas Capirotadas a lo largo del gradiente latitudinal norte-sur de los bosques ibéricos, sentido en el que aumenta la sequía y el estrés térmico.

Aunque hemos relacionado la asimetría fluctuante al estrés ambiental durante el desarrollo, hay que tener en cuenta que la asimetría también puede ser debida a otros factores aparte de los ambientales que no hemos estudiado. Este es el caso del estrés debido a la reducción en la variabilidad genética, hibridación o mutación (Palmer & Strobeck, 1986; Leary & Allendorf, 1989). Sin embargo, las poblaciones de Currucas de Madrid tienen una distribución más o menos continua, siguiendo los bosques galería desde las poblaciones de la Sierra de Guadarrama colonizan los bosques riparios de las tierras bajas de Madrid (Díaz *et al.*, 1994). Este patrón de distribución no coincide con el clásico escenario de pequeñas y aisladas poblaciones periféricas, susceptibles de sufrir efectos genéticos debidos a endogamia y/o incremento de la homocigosis (Parsons, 1992).

AGRADECIMIENTOS: A C.L. Alonso, J. Balado, S. Carravilla, J. Delgado, R. Hernández, R. Maldonado, B. Parra, J. Torres y E. Virgós por su ayuda en el trabajo de campo, y a los Drs. J.A. Díaz, M. Díaz, M. Fernández-Cruz, J. Potti y T. Santos por su apoyo en diferentes fases del trabajo. El estudio ha sido financiado por Dirección General de Investigación Científica y Técnica (proyecto PB92-0238) y llevado a cabo con los permisos de la Diputación Foral de Álava y la Agencia de Medio Ambiente de Madrid.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALATALO, R. V. & LUNDBERG, A. 1986. Heritability and selection on tarsus length in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Evolution*, 40: 1454-1462.
- BAILEY, R. C. & BYRNES, J. 1990. A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies. *Systematic Zoology*, 39: 124-130.
- BLONDEL, J. 1990a. Biogeography and history of forest bird fauna in the Mediterranean zone. En Keast, A. (ed.) *Biogeography and ecology of forest bird communities*: 95-107. The Hague. SPB Academic Publishing.
- BLONDEL, J. 1990b. Long term studies on bird communities and populations in mainland and island Mediterranean forests. En Keast, A. (ed.) *Biogeography and ecology of forest bird communities*: 167-182. The Hague. SPB Academic Publishing.
- BROWN, J. H. 1984. On the relationships between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 137:155-166.
- CANTOS, F. J. & TELLERÍA, J. L. 1994. Stopover site fidelity of four migrant warblers in the Iberian Peninsula. *Journal of Avian Biology*, 25: 131-134.
- CLARKE, G. M. 1995. Relationships between developmental stability and fitness: applications for conservation biology. *Conservation Biology*, 9: 18-24.
- CRAMP, S. (ed.) 1992. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol VI. Oxford. Oxford University Press.
- DÍAZ, M., MARTÍ, R., GÓMEZ-MANZANEQUE, A. & SÁNCHEZ, A. 1994. *Atlas de las aves nidificantes en Madrid*. Madrid. Agencia del Medio Ambiente-S.E.O.
- FALLS, J. B. 1981. Mapping territories with playback: an accurate census method for songbirds. *Studies in Avian Biology*, 6: 86-91.
- HENGVELD, R. & HAECK, J. 1982. The distribution of abundance I. Measurements. *Journal of Biogeography*, 9: 303-306.
- HOFFMAN, A. A. & PARSONS, P. A. 1991. *Evolutionary genetics and environmental stress*. Oxford. Oxford Univ. Press.
- LAWTON, J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 409-413.
- LEARY, R. F. & ALLENDORF, F. W. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: Implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 214-216.
- MØLLER, A. P. 1995. Developmental stability and ideal despotic distribution of blackbirds in a patchy environment. *Oikos*, 72: 228-234.
- NAHAL, I. 1981. The Mediterranean climate from a biological viewpoint. En, F. di Castri, D. W. Goodall, & R. L. Specht (Eds.): *Ecosystems of the World II. Mediterranean type shrublands*, pp. 63-86. Elsevier. Amsterdam.
- PALMER, A. R. & STROBECK, C. 1986. Fluctuating asymmetry: Measurements, analysis, patterns. *Annual Review in Ecology and Systematic*, 17: 391-421.
- PARSONS, P. A. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity*, 68: 361-364.
- POTI, J. & MERINO, S. 1994. Heritability estimates and maternal effects on tarsus length in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Oecologia*, 100: 331-338.
- SANTOS, T & TELLERÍA J. L. 1995. Global environmental change and the future of mediterranean forest avifauna. En Moreno, J. M. & Dechel, W. C. (eds.) *Global change and Mediterranean type ecosystems*. Springer. New York. pp: 457-470.

- SOULÉ, M. E. 1967. Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard. *American Naturalist*, 101: 141-160.
- SVENSSON, L. 1992. *Identification guide to European passerines*. 4nd ed. Stockholm. L. Svensson.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1993. Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border? *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds on the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- VAN HORNE, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*, 47: 893-901.

TABLA 1.

Valores medios de la longitud del tarso (mm) de las Currucas Capirotadas de las tres área de estudio.

*[Mean ( $\pm$ s.e.) scores of tarsus length (in mm) of Blackcaps from the three study areas.]*

	Tarso derecho [Right tarsus]	Tarso izquierdo [Left tarsus]
Álava (n=78)	19.96 $\pm$ 0.075	19.92 $\pm$ 0.074
Guadarrama (n=39)	19.97 $\pm$ 0.088	19.99 $\pm$ 0.083
Madrid (n=54)	19.95 $\pm$ 0.097	19.91 $\pm$ 0.084
	$F_{2,168} = 0.05$ n.s.	$F_{2,168} = 0.11$ n.s.

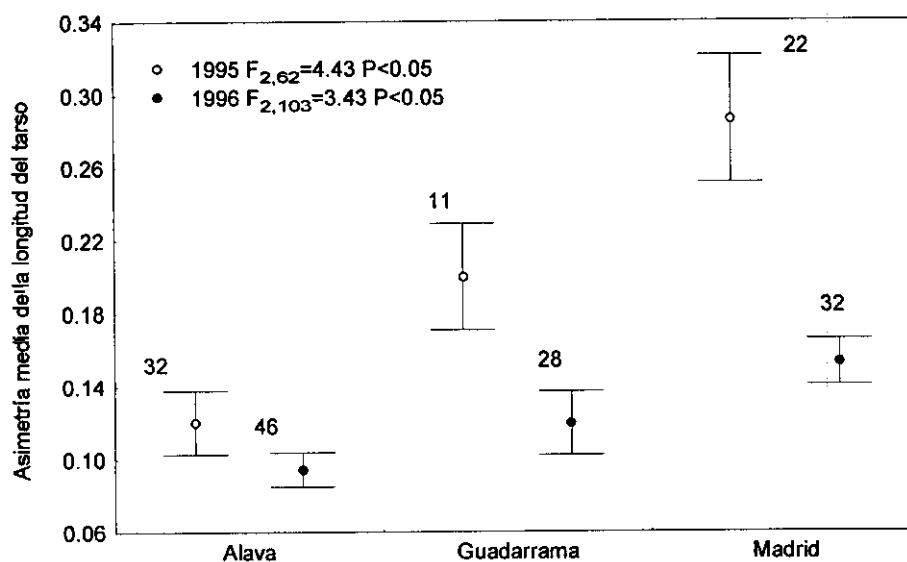


FIGURA 1. Media ( $\pm$  e.s.) de la asimetría fluctuante de los tarsos de las Currucas Capirotadas en las tres áreas de estudio en las primaveras de 1995 y 1996.

[Mean ( $\pm$  e.s.) fluctuating asymmetry of Blackcap tarsus length in the three study areas during the 1995 and 1996 springs. Numbers show sample sizes.]

*Capítulo 6*

**PTILOCRONOLOGÍA Y CARACTERÍSTICAS DE LAS PLUMAS  
COMO INDICADORES DE ESTRÉS EN CURRUCAS  
CAPIROTADAS (*Sylvia atricapilla*) IBÉRICAS**

*Feather traits and ptilochronology as indicators of stress in Iberian Blackcaps. Bird Study, (in press): 000-000.*



RESUMEN. *Ptilocronología y características de las plumas como indicadores de estrés en Currucas Capirotadas (Sylvia atricapilla) ibéricas.* En este trabajo analizamos plumas de Currucas Capirotadas de tres localidades de la mitad norte de la península Ibérica. Las características de las plumas son buenos indicadores de las condiciones ambientales en el momento en que se forman, por tanto, se pueden utilizar para calcular índices de estrés ambiental con el fin de detectar diferencias en la calidad de las distintas localidades en las que habita una misma especie. Índices basados en la anchura de las bandas de crecimiento, longitud, peso y asimetría fluctuante (AF) de las rectrices fueron analizadas, estudiando el efecto de la edad y de las localidades a lo largo del gradiente en estudio. Las bandas de crecimiento de los juveniles (pero no la de los adultos), el peso de las plumas, la tasa peso/longitud y la asimetría fluctuante varió entre poblaciones (plumas con bandas de crecimiento más estrechas, más ligeras y mayores niveles de AF en la población del sur), aportando evidencias del incremento de estrés ambiental sobre las Currucas Capirotadas de los sectores más secos y térmicos de la península Ibérica.

SUMMARY. *Feather traits and ptilochronology as indicators of stress in Iberian Blackcaps Sylvia atricapilla.* This paper compares feather traits to explain differences between populations in stress of three Blackcap *Sylvia atricapilla* populations distributed along a N-S gradient of increasing drought in the Iberian Peninsula. Indices based on the width of growth bars, length, mass and fluctuating asymmetry (FA) of rectrices were examined for age effects and variation among populations along the gradient. The growth bars of juveniles (but not adults), feather mass, mass/length ratio and FA varied between populations (narrower bars, lighter feathers and increasing FA in the southern populations), providing evidence of increasing stress of moult in Blackcaps of drier Iberian regions.

## INTRODUCCIÓN

La abundancia de los passeriformes forestales en el Paleártico se reduce hacia la región Mediterránea, rarificándose o desapareciendo en el mismo sentido en que disminuyen las precipitaciones (Tellería & Santos, 1993, 1994). Aunque no se conoce los factores ambientales implicados en este patrón, ni la forma en que pueden afectar a la biología de las aves, puede que esté asociado a las limitaciones de la productividad primaria impuestas por la escasez de precipitaciones (Blondel, 1990). Muchos pájaros paleárticos parecen estar inadaptados a las peculiares condiciones climáticas y productivas mediterráneas. Por ejemplo, en la población de Herrerillos Comunes (*Parus caeruleus*) que crían en el sur de Francia, se ha descrito un menor éxito reproductor y la peor condición física de aquellos que ocupan los bosques esclerófilos, en comparación con los de los bosques caducifolios, donde ajustan mejor su ciclo reproductor a la distribución estacional del alimento (Blondel *et al.*, 1993; Dias *et al.*, 1994). Las Currucas Capirotadas (*Sylvia atricapilla*) reproductoras en la mitad norte de la península Ibérica muestran un incremento de la asimetría fluctuante del tarso, un índice de estrés ambiental, asociado a la proximidad al límite meridional de su distribución (Carbonell & Tellería, 1998a). Estos resultados han llevado a sugerir que los bosques mediterráneos deben actuar como hábitats *sumideros*, donde la tasa de crecimiento de la población sería negativo y por tanto, se mantendrían a lo largo del tiempo por el aporte de individuos procedentes de otras poblaciones (Carbonell & Tellería, 1998a; Dias, 1996).

Las características de la muda, o los índices asociados al crecimiento de las plumas, pueden ser buenos indicadores de la condición física durante este período (Gosler, 1991, 1995; Grubb, 1995), ya que el crecimiento de la pluma implica el gasto de una gran cantidad de energía (ver Lindström *et al.*, 1993). De hecho, durante la muda

completa los passeriformes reemplazan un 20-30% de su peso seco (Jenni & Winkler, 1994; Lindström *et al.*, 1993). Este importante coste energético incluye el contenido calorífico de las nuevas plumas, la energía requerida en su síntesis y la energía requerida para producir y mantener los tejidos implicados en la elaboración de la pluma (Murphy & King, 1991, 1992; Dietz *et al.*, 1992). La duración de la muda y las características de las plumas dependen de una serie de factores relacionados con los requerimientos de los pájaros y la disponibilidad del alimento (ej. calidad del alimento, horas de luz disponibles para la alimentación, termorregulación, tamaño del individuo, etc., ver Murphy & King, 1991). Por consiguiente, se puede esperar que aquellas poblaciones de una especie en una región dada, sujetas a diferente régimen de disponibilidad de alimento, mostrarán diferencias en los patrones de muda y calidad de las plumas (Grubb, 1995; Carlson, 1998). Se ha comprobado, por ejemplo, que la longitud, peso y simetría de las plumas son sensibles al estrés nutricional (Swaddle & Witter, 1994; Murphy *et al.*, 1988) de modo que pueden ser utilizadas para estimar la condición física de las aves (Grubb, 1995).

En este trabajo, analizamos algunas características de las rectrices de las Currucas Capirotadas (*Sylvia atricapilla*) en tres localidades ibéricas distribuidas a lo largo de un gradiente latitudinal de incremento de la xericidad. Esta especie es abundante en los bosques y campiñas del centro del Paleártico, pero en el sur, y especialmente en la región Mediterránea, su distribución se restringe a los bosque más húmedos (Tellería & Santos, 1993). Como en muchos otros passeriformes, los adultos de Currucas Capirotadas mudan totalmente después del período reproductor, mientras que los jóvenes del año desarrollan las plumas de la cola y de las alas en el nido y durante los primeros días de voladeros en las proximidades del mismo (Jenni & Winkler, 1994). La muda de las Currucas Ibéricas

coincide con el verano (Jenni & Winkler, 1994), momento del año en el que la abundancia de los invertebrados disminuye drásticamente en los bosques y matorrales mediterráneos (Herrera, 1980). Por tanto, la estructura de las plumas de la cola y de las alas puede reflejar la disponibilidad de alimento durante el período de muda (adultos) y estancia en el nido (jóvenes del año). De este modo, se puede considerar un buen índice para analizar la capacidad de encarar las restricciones tróficas, en este momento tan crítico del ciclo anual, de diferentes poblaciones de una misma especie. Esperamos que, a medida que nos desplazamos hacia los pisos más térmicos de la región Mediterránea, las poblaciones de *Currucas Capirotadas* encuentren mayores restricciones ambientales tanto en el período de cría como en el de la muda.

## MÉTODOS

### *Area de estudio*

Estudiamos las *Currucas Capirotadas* de tres localidades representativas del gradiente climático que se encuentra en la mitad norte de la península Ibérica: Álava (42°55'N 2°29'W; 620 m altitud; 350 mm de precipitación media entre los meses de Abril y Agosto; 21.2°C media de las temperaturas máximas entre Abril y Agosto), Sierra de Guadarrama (40°54'N 3°53'W; 1100 m; 270 mm; 21.2°C) y Madrid (40°25'N 3°40'W; 600 m; 130 mm; 27°C). En la localidad de Álava las *Currucas* están ampliamente distribuidas por los bosques mixtos de *Quercus faginea*, *Quercus robur* y *Acer campestre*. La población de la Sierra de Guadarrama se encuentra localizada en el valle de Rascafría, cubierto de *Quercus pyrenaica*, *Fraxinus angustifolia*, *Populus nigra*, *Alnus glutinosa* y *Salix* spp., mientras que las *Currucas* de Madrid se restringen a los bosques riparios con *Ulmus minor*, *Tamarix gallica*, *Fraxinus angustifolia*, *Salix* spp. y

*Populus nigra* del piedemonte meridional de la Sierra de Guadarrama. Estas dos últimas poblaciones abarcan los dos hábitats típicos que ocupan las Currucas en la zona centro de la península Ibérica, donde las Currucas restringen su distribución a los bosques de frondosas de las montañas y los bosques de ribera de las mesetas (Tellería & Santos, 1993; Carbonell & Tellería, 1998b).

#### *Métodos de captura, medidas e índices de las plumas*

Entre la segunda mitad de Mayo y finales de Julio de 1996 capturamos las Currucas Capirotadas mediante el uso de redes japonesas y grabaciones (47 machos, 19 hembras y 41 juveniles). Medimos la longitud del tarso con un calibre digital ( $0.01 \pm 0.02$  mm de precisión) con el fin de obtener una estima del tamaño del ave y poder controlar el efecto que éste pueda tener en las características de las plumas (Lindström *et al.*, 1993; ver para una aproximación similar Grubb & Yosef, 1994). La edad y el sexo también fue registrado y, antes de ser liberadas, se les quitó la quinta rectriz derecha e izquierda. Elegimos esta pluma para evitar la pérdida de maniobrabilidad por reducción de la superficie de mantenimiento de la cola (Balmford & Thomas, 1992; Thomas, 1993). Las plumas de los jóvenes crecieron en el año de captura, mientras que las de los adultos crecieron el año previo (Jenni & Winkler, 1994). Algunos adultos pueden ser, sin embargo, aves en su segundo año de vida, con lo cual habrían desarrollado sus rectrices como jóvenes en el período reproductor anterior. Ya en el laboratorio, en cada pluma medimos: (1) la longitud máxima con un calibre digital (resolución:  $0.01 \pm 0.02$  mm); (2) el peso con una balanza digital Mettler Toledo AG-245 (0.01 mg, 0.02 de repetibilidad instrumental); (3) la longitud total de 10 bandas de crecimiento centradas entre el segundo y último tercio de la bandera (Grubb 1989). Todas las medidas fueron hechas

por la misma persona para evitar sesgos interpersonales. Aquellas plumas que presentaron evidencias de ser reposiciones, por pérdidas posteriores a la muda (bandas de crecimiento muy marcadas, longitud claramente menor que la de su pluma par, creciendo en el momento de captura,...), o aquellas que estaban creciendo en los jóvenes, no fueron utilizadas en ninguno de los análisis. Con estas medidas calculamos los siguientes índices:

*Longitud total de 10 bandas de crecimiento.* Cada banda corresponde a un período de crecimiento de 24 horas (Brodin, 1993). Cuanto mejor sea la calidad y/o mayor la cantidad de alimento ingerido por el ave, más anchas serán sus bandas (Grubb, 1995). El total de la anchura de las 10 bandas revelará el estado nutricional de las Currucas durante un período de 10 días, siendo más estrechas en los individuos con una dieta más deficiente (Grubb, 1995). Como a veces puede ser difícil medir la longitud de las bandas, elegimos, de las dos rectrices de cada individuo, aquella en la que fueran más contrastadas para poder estimar de una forma más fiable este índice.

*Longitud, peso y tasa peso/longitud de las plumas.* Bajo condiciones de estrés nutricional, las plumas son mas ligeras y cortas que en condiciones normales (Murphy *et al.*, 1988). Los pájaros malnutridos muestran una reducción en los elementos estructurales de las plumas (Murphy *et al.*, 1988), de este modo, a igualdad de tamaño, diferencias de peso podría reflejar diferencias en la densidad de la pluma. Calculamos por tanto la densidad de la pluma (mg/mm) por medio del cociente peso/longitud, como un índice más de las condiciones tróficas a que se encuentran sometidos las aves. Utilizamos los valores medios de las rectrices derecha e izquierda de cada pájaro.

*Asimetría fluctuante en la longitud, peso y tasa peso/longitud de las plumas.* La asimetría fluctuante (AF) refleja pequeñas y aleatorias desviaciones de la perfecta

simetría, la cual puede resultar de la incapacidad de los individuos a llevar a cabo el desarrollo armónico de caracteres con simetría bilateral (Van Valen, 1962). Es una medida epigenética de la falta de homeostasis en el crecimiento de un carácter con simetría bilateral, bien por estrés ambiental o por falta de variación genética (Parsons, 1990). Generalmente se calcula como el valor absoluto de la diferencia entre los valores derecho e izquierdo en caracteres bilaterales (Balmford *et al.*, 1993; Møller, 1995, 1997; Swaddle & Witter, 1994). Los niveles de asimetría en las plumas también son sensibles a estrés nutricional (Swaddle & Witter, 1994). Puede también ser un resultado de diferencias en la abrasión debido a falta de consistencia en las plumas (Francis & Wood, 1989, Rogers, 1990) y por tanto, tratarse de un índice adicional de la calidad de la pluma.

Para estimar el error de medida (repetibilidad de las medidas), tomamos dos medidas independientes de la longitud de las rectrices en 10 aves, así como de sus asimetrías y la longitud total de las 10 bandas de crecimiento. Con estas medidas como variables dependientes y cada individuo como una clase (tamaño de la muestra en cada clase = 2) hicimos un ANOVA. El coeficiente de correlación intraclase  $r_i$  (Sokal & Rohlf 1981) fue usado como una estima del error de medida (altos valores implican alta repetibilidad; ver para una ampliación Krebs, 1989). Nuestras medidas fueron altamente repetibles (longitud pluma derecha,  $r_i=0.998$ , longitud pluma izquierda,  $r_i=0.999$ , asimetría fluctuante de la longitud,  $r_i=0.899$  y longitud de 10 bandas de crecimiento,  $r_i=0.944$ ). Examinamos si los datos de asimetría se ajustaban a los requisitos de la asimetría fluctuante (distribución normal con media cero) mediante test de normalidad y test de la  $t$  para una muestra (Swaddle *et al.*, 1994). La distribución de los valores de la asimetría se ajustaron a una distribución normal (test de Kolmogorof-Smirnov: asimetría



de la longitud,  $d=0.11$ ,  $P>0.05$ ; asimetría del peso,  $d=0.125$ ,  $P>0.05$ ; asimetría del cociente peso/longitud,  $d=0.08$ ,  $P>0.2$ ) y no difirieron de una media de cero (test de la  $t$  para ver si la media difiere de cero: asimetría del peso,  $t_{97}=0.78$ ,  $P>0.05$ ; asimetría de la densidad  $t_{94}=0.9$ ,  $P>0.05$ ) excepto la longitud que mostró asimetría direccional ( $t_{94}=2.52$ ,  $P<0.05$ ).

## RESULTADOS

No se encontraron diferencias entre machos y hembras (ANCOVA bifactorial,  $P>0.05$  para todas los rasgos estudiados; covariante: longitud del tarso) por lo que ambos sexos se han tratado conjuntamente en el resto de los análisis (Tabla 1). Las poblaciones y edades no difirieron en la longitud del tarso (ANOVA bifactorial de la longitud del tarso. Efectos: población:  $F_{2,101}=0.99$ , n.s.; edad:  $F_{1,101}=0.05$ , n.s.; interacción población-edad:  $F_{2,101}=0.54$ , n.s.). Por otro lado, los índices de las plumas no se correlacionaron con la longitud del tarso (ver efectos de la covariante en Tabla 2). No se encontraron diferencias entre poblaciones en las bandas de crecimiento pero los jóvenes tuvieron bandas más estrechas que los adultos en las dos poblaciones más meridionales (Tablas 1 y 2; ver Fig. 1A). Encontramos diferencias en la longitud de las rectrices entre edades (los juveniles tuvieron plumas más largas que los adultos) pero no entre poblaciones (Tabla 2). Por otro lado, encontramos diferencias de peso y de la tasa peso/longitud entre poblaciones (plumas más ligeras en las poblaciones del sur) y entre clases de edad (juveniles con plumas más pesadas; Tabla 2). Sin embargo, no obtuvimos diferencias significativas en la asimetría fluctuante de la longitud y peso de las rectrices, tanto entre clases de edad, como entre localidades pero si que se obtuvieron diferencias

entre localidades en la asimetría de la tasa peso/longitud, encontrando los mayores niveles en las Currucas de la localidad de Madrid (Tabla 2, Fig. 1B).

## DISCUSIÓN

Nuestros resultados sugieren mayores niveles de estrés en las poblaciones de Currucas Capirotadas de los sectores más secos de la región Mediterránea. Sin embargo, los índices utilizados difieren en la sensibilidad para reflejar limitaciones ambientales, variando, además, con las clases de edad. Las diferencias entre jóvenes y adultos en la longitud y peso de las plumas pueden reflejar diferencias en el desgaste, ya que las plumas de los jóvenes volanderos son nuevas, mientras que las de los adultos fueron desarrolladas en el verano anterior (Jenni & Winkler, 1994). A pesar de las diferencias entre edades, tanto las plumas de los adultos como de los jóvenes, fueron más ligeras en las poblaciones del sur, reflejando una constancia temporal en el patrón entre localidades dado que las plumas de los adultos y de los jóvenes fueron producidas en veranos consecutivos (1995 y 1996). Encontramos un patrón geográfico similar en las bandas de crecimiento de los juveniles, dado que las bandas fueron más anchas en las Currucas de la localidad de Álava que en las dos poblaciones del sur. Esto sugiere una mayor incapacidad de los jóvenes de las localidades meridionales a desarrollar sus plumas igual de rápido que aquellas que crecen en localidades más septentrionales. La falta de diferencias entre adultos puede ser el resultado de su mayor capacidad de este grupo de edad a enfrentarse a las limitaciones ambientales en las localidades del sur. Las aves forestales del sur de España desarrollan cambios en su selección de hábitat después del período reproductor, normalmente desplazándose a sectores más húmedos (Herrera, 1980). Mediante este comportamiento, los adultos podrán atenuar el estrés de muda, sin

embargo, los juveniles no se encuentran en la misma situación. Sus plumas se tienen que desarrollar en el nido y en sus inmediaciones a expensas del alimento proporcionado por los adultos (Bairlein, 1978).

Los índices de asimetría han mostrado resultados más confusos dado que, ni la asimetría de la longitud ni la del peso describieron patrón alguno entre poblaciones ni entre edades. La selección de caracteres apropiados para el análisis de la asimetría fluctuante es particularmente importante dado que el grado de asimetría en diferentes caracteres pueden no estar correlacionados, de este modo, algunos pueden ser más adecuados que otros como indicadores del estrés en el desarrollo (Palmer & Strobeck, 1986). Por otro lado, la utilidad de la asimetría en un carácter disminuye con el nivel de asimetría direccional, puesto que una parte de la asimetría observada puede ser un componente heredable del crecimiento (Palmer & Strobeck, 1986; 1992). Por tanto, la utilidad de la asimetría fluctuante de la longitud de las plumas es probablemente baja y la falta de variación entre poblaciones puede ser resultado del efecto de la asimetría direccional (Palmer & Strobeck, 1986; 1992; Teather, 1996). Sin embargo, en los valores de la asimetría fluctuante de la densidad de las plumas encontramos que los mayores niveles los presentan las Currucas de Madrid, apoyando la idea de los mayores niveles de estrés en las Currucas que mudan en los medios más xéricos de la región Mediterránea.

Podemos considerar otras interpretaciones alternativas a nuestros resultados. Las Currucas de los bosques de ribera de Madrid podrían ser individuos de baja calidad fenotípica provenientes, por dispersión o migración diferencial, de otras poblaciones. Esta interpretación parece improbable para el presente estudio, ya que los individuos de las tres poblaciones no difieren respecto al tamaño (estimado por la longitud del tarso;

ver para una aproximación similar, Dias *et al.*, 1994; Møller, 1995). Además, parece difícil que la población de las montañas de Guadarrama esté compuesta por individuos de baja calidad provenientes de las áreas *fuentes* del norte (separada entre 150 y 200 km.) o que las poblaciones de los bosques riparios estuvieran compuestas por individuos provenientes del área *fuentes* de Guadarrama, localizada a 60 km. de distancia. En resumen, nuestros resultados aportan evidencias del incremento del estrés en los períodos reproductor y de muda en las regiones xéricas de la Península Ibérica para la Curruca Capirotada.

AGRADECIMIENTOS.- A C. L. Alonso, I. Alvarez, A. Brodin, J. Balado, I. Carlos, S. Carravilla, J. Delgado, E. Fernández, M. Fernández-Cruz, R. Maldonado, B. Parra, T. Santos, E. Virgós, y al Sr. Pepe Díaz por su ayuda en diversos aspectos del estudio. A la Diputación Foral de Álava y la Agencia de Medio Ambiente y Desarrollo Regional de Madrid por los permisos para las capturas y medidas de las Currucas Capirotadas. Este trabajo es una contribución al proyecto "Relaciones entre fragmentación forestal y biología de vertebrados terrestres" (PB92-0238) de la Dirección General de Investigación Científica y Técnica del MEC.

#### BIBLIOGRAFÍA

- BAIRLEIN, F. 1978. Über die Biologie einer Südwestdeutschen Population der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*). *Journal für Ornithologie*, 119: 14-51.
- BALMFORD, A. & THOMAS, A. L. R. 1992. Swallowing ornamental asymmetry. *Nature*, 359: 487.
- BALMFORD, A., JONES, Y. L. & THOMAS, A. L. R. 1993. On avian asymmetry: evidence of natural selection for symmetrical tails and wings in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 252: 245-251.
- BLONDEL, J. 1990. Biogeography and history of forest bird faunas in the Mediterranean zone. En Keast, A. (ed.) *Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities*. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 95-107.
- BLONDEL, J., DIAS, P. C., MAISTRE, M. & PERRET, P. 1993. Habitat heterogeneity in life-history variation of Mediterranean blue tits (*Parus caeruleus*). *Auk*, 110: 511-520.
- BRODIN, A. 1993. Radio-ptilochronology: Tracing radioactively labelled food in feathers. *Ornis Scandinavica*, 24: 167-173.
- CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1998a. Increasing asymmetry of tarsus length in three populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* as related to proximity to range boundary. *Ibis*, 140: 145-147.

- CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1998b. Selección y uso del hábitat por cinco poblaciones ibéricas de Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*). *Ardeola*, 45: 1-10.
- CARLSON, A. 1998. Territory quality and feather growth in the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*. *Journal of Avian Biology*, 29: 205-207.
- DIAS, P. C., MEUNIER, F., BELTRA, S. & CARTAN-SON, M. (1994). Blue Tits in mediterranean habitats mosaics. *Ardea*, 82: 363-372.
- DIAS, P. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 326-330.
- DIETZ, M. W., DAAM, S. & MASMAN, D. 1992. Energy requirements for molt in the Kestrel *Falco tinnunculus*. *Physiological Zoology*, 65: 1217-1235.
- FRANCIS, C. M. & WOOD, D. S. 1989. Effects of age and wear on wing length of Wood-Warblers. *Journal of Field Ornithology*, 60: 495-503.
- GOSLER, A. G. 1991. On the use of greater covert moult and pectoral muscle as measures of condition in passerines with data for the Great Tit *Parus major*. *Bird Study*, 38: 1-9.
- GOSLER, A. G. 1995. Mass-change during moult in the Great Tit *Parus major*. *Bird Study*, 41: 146-154.
- GRUBB, T. C. JR. 1989. Ptilochronology: feather growth bars as indicators of nutritional status. *Auk*, 106: 314-320.
- GRUBB, T. C. JR. 1995. Ptilochronology. A review and prospectus. *Current Ornithology*, 12: 89-114.
- GRUBB, T. C. & YOSEF, R. 1994. Habitat-specific nutritional condition in loggerhead Shrikes (*Lanius ludovicianus*): evidence from ptilochronology. *Auk*, 111: 756-759.
- HERRERA, C. M. 1980. Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes. *Doñana, Acta Vertebrata*, 7: 1-340.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press, London.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological methology*. Harper Collins Publishers, New York.
- LINDSTRÖM, Ä., VISSER, G. H. & DAAN, S. 1993. The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiological Zoology*, 66: 490-510.
- MØLLER, A. P. 1995. Patterns of fluctuating asymmetry in sexual ornaments of birds from marginal and central populations. *American Naturalist*, 145: 316-327.
- MØLLER, A. P. 1997. Developmental stability and fitness: a review. *American Naturalist*, 149: 916-932.
- MURPHY, M. E. & KING, J. R. 1991. Nutritional aspects of avian moult. *Acta 20th Congr. Int. Orn., Christchurch*, 1990: 2186-2193.
- MURPHY, M. E. & KING, J. R. 1992. Energy and nutrient use during moult by Whyte-crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Ornis Scandinavica*, 23: 304-313.
- MURPHY, M. E., KING, J. R. & LU, J. 1988. Malnutrition during the postnuptial molt of White-crowned: feather growth and quality. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 1403-1443.
- PALMER, A. R. & STROBECK, C. 1986. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 17: 391-421.
- PALMER, A. R. & STROBECK, C. 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zoologica Fennica*, 191: 57-72

- PARSONS, P. A. 1990. Fluctuating asymmetry: An epigenetic measure of stress. *Biological Reviews*, 65: 131-145.
- ROGERS, D. I. 1990. The use of feather abrasion in moult studies. *Corella*, 14: 141-147.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1981. *Biometry*. Freeman, San Francisco.
- SWADDLE, J. P. & WITTER, M. S. 1994. Food, feathers and fluctuating asymmetry. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 255: 147-152.
- SWADDLE, J. P., WITTER, M. S. & CUTHILL, I. C. 1994. The analysis of fluctuating asymmetry. *Animal Behaviour*, 48: 986-989.
- TEATHER, K. 1996. Patterns of growth and asymmetry in nestling Tree Swallows. *Journal of Avian Biology*, 27: 302-310.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1993. Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border? *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- THOMAS, A. L. R. 1993. On the aerodynamics of bird tails. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, B*, 340: 361-380.
- VAN VALEN, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, 16: 125-142.

TABLA 1.

Valores medios ( $\pm$ e.s.) y tamaño de la muestra entre paréntesis, para las plumas de adultos (A) y jóvenes (J) en las tres poblaciones de estudio (AF: asimetría fluctuante).  
 [Mean values ( $\pm$ s.e.) and sample size of variables measured in feathers for adults (A) and juveniles (J) in the three study populations. (AF : fluctuating asymmetry).]

		Álava	Guadarrama	Madrid
Longitud del tarso (mm) [Tarsus length (mm)]	A	19.87 $\pm$ 0.10 (28)	20.10 $\pm$ 0.11 (17)	19.93 $\pm$ 0.17 (21)
	J	19.80 $\pm$ 0.16 (19)	19.92 $\pm$ 0.21 (11)	20.09 $\pm$ 0.15 (11)
Anchura de 10 bandas (mm) [Width of 10 bars (mm)]	A	29.45 $\pm$ 0.50 (23)	29.90 $\pm$ 0.71 (15)	30.08 $\pm$ 0.50 (19)
	J	29.86 $\pm$ 0.54 (17)	28.14 $\pm$ 0.45 (11)	28.25 $\pm$ 0.40 (10)
Longitud de la pluma (mm) [Feather length (mm)]	A	62.87 $\pm$ 0.40 (22)	63.31 $\pm$ 0.64 (15)	63.04 $\pm$ 0.50 (19)
	J	64.21 $\pm$ 0.37 (17)	63.02 $\pm$ 0.39 (11)	64.34 $\pm$ 0.58 (11)
Peso de la pluma (mg) [Feather mass (mg)]	A	6.62 $\pm$ 0.10 (24)	6.37 $\pm$ 0.14 (15)	6.45 $\pm$ 0.09 (20)
	J	6.92 $\pm$ 0.08 (17)	6.63 $\pm$ 0.10 (11)	6.73 $\pm$ 0.15 (11)
Peso/longitud (mg/mm) [Feather mass/length (x100)]	A	10.51 $\pm$ 0.14 (22)	10.05 $\pm$ 0.14 (15)	10.26 $\pm$ 0.08 (19)
	Y	10.78 $\pm$ 0.12 (17)	10.51 $\pm$ 0.13 (11)	10.45 $\pm$ 0.17 (11)
AF longitud (mm) [AF length (mm)]	A	0.28 $\pm$ 0.05 (22)	0.27 $\pm$ 0.06 (15)	0.35 $\pm$ 0.08 (19)
	J	0.29 $\pm$ 0.08 (17)	0.21 $\pm$ 0.04 (11)	0.24 $\pm$ 0.08 (11)
AF peso (mg) [AF mass (mg)]	A	0.09 $\pm$ 0.02 (24)	0.06 $\pm$ 0.02 (15)	0.12 $\pm$ 0.03 (20)
	J	0.095 $\pm$ 0.02 (17)	0.08 $\pm$ 0.03 (11)	0.11 $\pm$ 0.02 (11)
AF peso/longitud (x100) (mg/mm) [AF mass/length (x100) (mg/mm)]	A	0.09 $\pm$ 0.01 (22)	0.09 $\pm$ 0.02 (15)	0.20 $\pm$ 0.04 (19)
	J	0.12 $\pm$ 0.03 (17)	0.10 $\pm$ 0.04 (11)	0.15 $\pm$ 0.03 (11)

TABLA 2.

Resultados de los ANCOVAs de dos vías (g.l.), con la longitud del tarso como covariante, para testear el efecto de la edad y la población en la serie de índices de las plumas objeto del estudio (AF: asimetría fluctuante). Interacciones entre covariantes y edad/población no fueron significativas con ninguno de los caracteres estudiados (test de paralelismo).

*[F ratios of two way ANCOVAs (d.f.), with tarsus length as the covariate, to test for the effects of age and population on several feather indices (FA : fluctuating asymmetry; see text for details). Interactions between covariate and age/populations were no significant in any feather traits (test of parallelism).]*

	Covariante		Factores	
	Covariate		Factors	
	Tarso (mm)	Edad	Población	Interacción
	<i>[Tarsus (mm)]</i>	<i>[Age]</i>	<i>[Population]</i>	<i>[Interaction]</i>
Anchura de 10 bandas (mm)	1.44 (1,82)	5.56* (1,82)	0.29 (2,82)	2.11 (2,82)
<i>[Width of 10 growth bars]</i>				
Longitud de la pluma	2.62 (1,88)	3.96* (1,88)	0.65 (2,88)	1.35 (2,88)
<i>[Feather length]</i>				
Peso de la pluma	3.01 (1,91)	9.30** (1,91)	3.93* (2,91)	0.03 (2,91)
<i>[Feather mass]</i>				
Peso/longitud	1.22 (1,88)	7.81** (1,88)	4.82* (2,88)	0.56 (2,88)
<i>[Mass/length]</i>				
Asimetría de longitud	0.46 (1,88)	1.19 (1,88)	0.05 (2,88)	0.57 (2,88)
<i>[AF length]</i>				
Asimetría del peso	0.27 (1,91)	0.13 (1,91)	1.55 (2,91)	0.20 (2,91)
<i>[FA mass]</i>				
Asimetría peso/longitud	0.17 (1,88)	0.06 (1,88)	3.68* (2,88)	0.64 (2,88)
<i>[FA mass/length]</i>				

\*: <0.05, \*\*: <0.01.



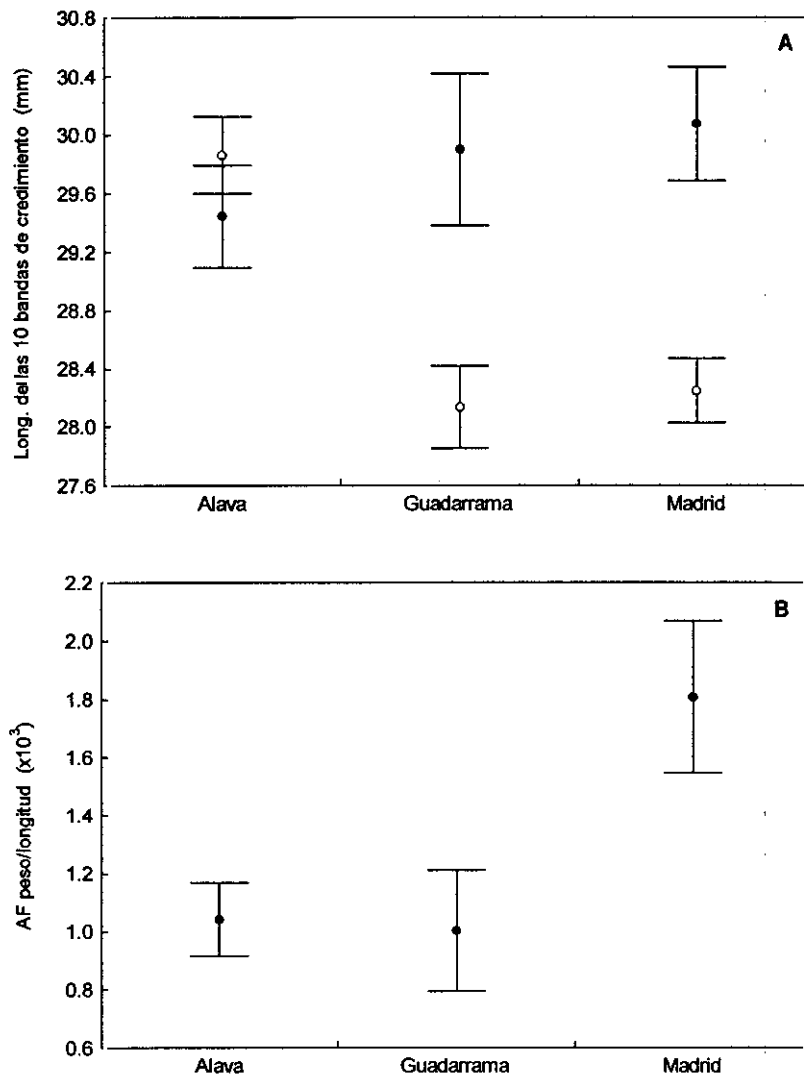


FIGURA 1. A. Valores medios ( $\pm$ e.s.) de la anchura de las diez bandas de crecimiento en las rectrices de las *Currucas Capirotadas* jóvenes (O) y adultos (●) en las tres áreas de estudio. B. Valores medios ( $\pm$ e.s.) de la asimetría fluctuante en la tasa peso/longitud de las rectrices para los totales a nivel poblacional (adultos y jóvenes).

[A. Mean value ( $\pm$ e.s.) of width of 10 growth bars in rectrices of blackcap juveniles (O) and adults (●) in the three study areas. B. Absolute means ( $\pm$ e.s.) of fluctuating asymmetry in rectrix mass/length ratio in each population (adults and juveniles).]

*Capítulo 6*

**VARIACIÓN REGIONAL DEL PESO DE LA CURRUCA  
CAPIROTADA (*Sylvia atricapilla*) EN LA MITAD NORTE DE LA  
PENÍNSULA IBÉRICA**

*Regional variation of body weight in North-Iberian populations of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*).*

RESUMEN.- *Variación regional del peso de la Curruca Capirotada (Sylvia atricapilla) en la mitad norte de la península Ibérica.* En este trabajo estudiamos el peso de las Curruca Capirotadas (*Sylvia atricapilla*) de tres localidades ibéricas situadas a lo largo del gradiente ibérico de aumento de la xericidad hacia el sur (Álava, Sierra de Guadarrama y sotos fluviales de Madrid). Se encontraron diferencias geográficas en el peso de los machos, pesando más la población más norteña, pero no en los jóvenes (las hembras no fueron analizadas por el pequeño tamaño de la muestra). Los resultados en los machos no se debieron a diferencias de tamaño entre las tres poblaciones, ni a diferencias en las estrategias de acumulación de grasa, por lo que las variaciones de peso podrían interpretarse como un índice de su desigual condición física. Las diferencias de peso en los machos pueden estar relacionadas con la calidad del hábitat y la inversión en la reproducción. Los resultados son discutidos como un índice de la adecuación de los medios que ocupan las Curruca Capirotadas hacia el límite sur de su distribución.

SUMMARY.- *Regional variation of body weight in North-Iberian populations of Blackcaps (Sylvia atricapilla).* This paper studies the variation of body weight in three populations of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) located along a latitudinal gradient of increasing xericity (Álava, Guadarrama Mountains and riparian forests from Madrid). Males but not fledglings of these populations differed in body weight as the northern males were more weighty than southern ones (females were excluded of the analysis). These patterns in males were not affected by interpopulation differences in body size or interfurcular fat accumulation strategies. Body weight seemed to reflect thus the body condition of the studied populations. These results suggest the poor suitability of the more xeric habitats for breeding blackcaps.

## INTRODUCCIÓN

Como en la mayoría de los passeriformes paleárticos, la Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*) presenta una disminución clinal de su peso hacia sus poblaciones meridionales (Cramp, 1992), aunque poco se conoce sobre los factores implicados en estas variaciones geográficas. Estos factores pueden ser de origen múltiple, ya que el peso de las aves varía en función del tamaño de los individuos, la estrategia de acumulación de grasa, la situación reproductora, el comportamiento migrador o la condición corporal de las poblaciones estudiadas (Askenmo, 1982; Berthold & Querner, 1982; Zink & Remsen, 1986; Moreno, 1989; Blem, 1990; Cuadrado *et al.*, 1989; Ekman & Hake, 1990; Hurly, 1992; Bednekoff & Krebs, 1995).

Dentro de la península Ibérica la Curruca Capirotada está ampliamente distribuida por la región Eurosiberiana, mientras que en la región Mediterránea su distribución se restringe a las zonas con mayores precipitaciones (Tellería & Santos, 1993), aprovechando, en los sectores más deforestados, las densas formaciones arbustivas y arbóreas de los sotos fluviales (Purroy, 1997). Este patrón de distribución en el límite sur de su distribución se atribuye a la falta de adaptación de la especie a las condiciones climáticas de la región Mediterránea, que se caracteriza por su fuerte sequía estival (Carbonell & Tellería, 1998a, 1998b). Por tanto, dentro de este escenario geográfico y dada la asociación entre el peso y la condición física (Silverin, 1981; Askenmo, 1982), podría predecirse una variación de este parámetro a tenor de los cambios ambientales asociados al gradiente ambiental peninsular.

En este Capítulo estudiamos las variaciones en el peso de tres poblaciones de Curruca Capirotadas distribuidas en un gradiente creciente de xericidad durante el período reproductor. Analizamos si existen diferencias tanto en el tamaño de los

individuos, como en la estrategia de acumulación de grasa que puedan explicar eventuales diferencias de peso. Nuestro objetivo es ilustrar si, controlados los efectos de los factores que afectan al peso, las Curruca de los ambientes más xéricos son menos pesadas debido a las restricciones de estos ambientes (Carbonell & Tellería, 1998a).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Área de estudio.*

El trabajo de campo se desarrolló en tres localidades representativas de los medios ocupados por las Curruca Capirotadas en la mitad norte de la Península Ibérica. En la región Atlántica seleccionamos la localidad de Álava (42°55'N 2°29'W; 620 m.s.n.m.; 169 mm de precipitación entre los meses de Abril y Julio; temperatura máxima media entre los meses de Abril y Julio 21.6°C; datos del Instituto Nacional de Meteorología). Esta zona se encuentra cubierta por bosques de *Quercus faginea*, *Q. robur* y *Acer campestre* distribuidos entre pastizales y campos agrícolas dedicados al cultivo de patatas, remolachas y cereales. Dentro de la región Mediterránea hemos seleccionado dos localidades. Una, la sierra de Guadarrama (de aquí en adelante Guadarrama), es representativa de los hábitats que ocupan las Curruca Capirotadas en los sistemas montañosos del interior peninsular, y la otra, sotos de los ríos Jarama y Guadarrama (de aquí en adelante Madrid), representativa de los medios ocupados en las mesetas. El sector ocupado por las Curruca en Guadarrama (40°54'N 3°53'W; 1100 m.s.n.m.; 197 mm; 21.6 °C) está cubierto por bosquetes de *Quercus pyrenaica*, *Fraxinus angustifolia*, *Populus nigra* distribuidos entre prados de siega, mientras que en Madrid están en los bosques de ribera de los Ríos Guadarrama y Jarama (40°25'N 3°40'W; 600 m.s.n.m.; 139 mm; 28.1 °C) con *Populus nigra*, *Ulmus minor*, *Salix spp.*, *Fraxinus*

*angustifolia*, *Tamarix gallica*. Estos bosques de ribera atraviesan zonas deforestadas dedicadas a pastizales y al cultivo de cereales (ver Carbonell & Tellería, 1998b).

#### *Captura y toma de datos.*

Las Curruccas fueron capturadas con redes japonesas desde mediados Junio a finales de Julio de 1996. En los mismos meses de la primavera de 1997 volvimos a repetir el muestreo con el fin de aumentar el tamaño de muestra de los jóvenes. Se empezó el muestreo en la localidad más meridional con el fin de tratar de capturar las Curruccas en el mismo momento fenológico, al final de la cría, cuando los jóvenes ya han salido del nido. Se determinó la edad y el sexo de cada ave capturada (Svensson, 1992) y antes de ser liberada, se tomaron las siguientes medidas: el peso con una balanza digital (0.1 g de precisión), los acúmulos de grasa en la cavidad interfurcular asignando valores de 0 (grasa no visible) a 5 (cavidad interfurcular totalmente llena de grasa. Busse & Kania, 1970), la longitud de ambos tarsos (tarsometatarso), altura del pico a la altura de las narinas y longitud del pico con un calibre digital ( $0.01 \pm 0.02$  mm de resolución) y la longitud máxima de ambas alas y la cola, con una regla (0.5 mm de precisión; Svensson, 1992). Todos los datos fueron tomados por la misma persona para evitar sesgos interpersonales.

#### *Análisis de datos.*

Se capturaron un total de 215 Curruccas Capirotadas; 65 machos, 48 hembras y 102 juveniles, repartidos entre las tres localidades de estudio (Álava: 24 machos/ 20 hembras / 56 juveniles, Guadarrama 20/15/24 y Madrid 31/13/22). Las hembras se excluyeron de los análisis por el efecto del estado reproductor sobre el peso (Moreno,

1989), difícilmente de controlar en trabajos de campo tan extensivos, ya que puede enmascarar eventuales diferencias geográficas. Debido a que el reparto de capturas a lo largo del día no fue homogéneo (Fig. 1) sólo se analizaron los datos de las Curruca medidas antes de las 14:00 h (ver Lehtikainen, 1987). El análisis del peso en los machos sólo se hizo con las capturas de 1996 debido al escaso número de capturas en 1997 (Álava 4, Guadarrama 7 y Madrid 6).

El tamaño corporal fue estimado mediante un análisis de componentes principales con las medidas de cada individuo (menos el peso y los acúmulos de grasa). Este método suele definir unos componentes que se pueden interpretar como un índice del tamaño del individuo (*tamaño estructural*; Rising & Somers, 1989; Freeman & Jackson, 1990), independiente de las reservas energéticas y de su estado físico (Piersma & Davidson, 1991). Para ver si existen diferencias de tamaño entre poblaciones, realizamos un ANOVA con el tamaño estructural como variable dependiente y las poblaciones como factores de clasificación. Mediante ANCOVAs unifactoriales comparamos el peso de los machos entre las tres poblaciones, utilizando el tamaño estructural y los acúmulos de grasa como covariantes. En el análisis del peso de los jóvenes también incluimos como factor el año. Mediante un test de paralelismo (StatSoft, 1996) analizamos el efecto de las covariantes sobre el peso para ver si existen diferencias entre poblaciones en la relación alométrica de estas variables.

## RESULTADOS

En el análisis de Componentes Principales obtuvimos dos componentes (Tabla 1). El primero de ellos se asocia al complejo funcional del vuelo, caracteres que presentan una correlación baja con la longitud de los huesos, por lo que su relación con el tamaño



del ave es pequeña (Pascual & Senar, 1996). Sin embargo, el segundo componente se correlaciona con la longitud del tarso y con las medidas del pico, dos caracteres que, medidos en aves vivas, se correlacionan significativamente con las longitudes de sus huesos y, por tanto, pueden considerarse como adecuados para caracterizar el tamaño del ave (Pascual & Senar, 1996). Utilizamos el segundo componente (CP2) para caracterizar el tamaño estructural de las Curruca, no encontrando diferencias de tamaño entre localidades en los adultos ( $F_{2,107}=0.436$ ,  $P=0.647$ ) ni en los jóvenes ( $F_{2,98}=0.221$ ,  $P=0.802$ ; ver Tabla 2). En relación al peso, los machos presentaron diferencias en el peso una vez controlados los efectos del tamaño estructural (CP2) y de las reservas de grasa (Localidad:  $F_{2,34}=5.141$ ,  $P=0.011$ ; efectos de las covariantes; CP2:  $t_{34}=2.52$ ,  $P=0.016$ , grasa:  $t_{34}=2.22$ ,  $P=0.033$ ), con un mayor efecto del tamaño estructural (coeficiente de correlación estandarizado,  $\beta=0.411$ ) que los acúmulos de grasa ( $\beta=0.334$ ). En resumen, pesaron en promedio más los machos de Álava (media ajustada del peso: 16.70 g,  $n=15$ ) que los de Guadarrama (16.38 g,  $n=10$ ) y Madrid (15.74 g,  $n=14$ ). No se encontraron diferencias en los patrones alométricos de los efectos de las covariantes sobre el peso (test de paralelismo:  $F_{4,30}=0.518$ ,  $P=0.723$ ). Los jóvenes no presentaron diferencias significativas entre localidades ( $F_{2,75}=0.523$ ,  $P=0.595$ ), ni entre años ( $F_{1,75}=2.304$ ,  $P=0.133$  ; interacción localidad-año:  $F_{2,75}=0.543$ ,  $P=0.583$ ) una vez controlados los efectos del tamaño (CP2:  $t_{75}=3.491$ ,  $P<0.001$ ) y de las reservas de grasa (grasa:  $t_{75}=4.44$ ,  $P<0.001$ ), aunque pesaron algo más los jóvenes de Álava (media ajustada del peso: 16.15 g,  $n=38$ ) que los de Guadarrama (15.90 g,  $n=23$ ) y Madrid (16.10 g,  $n=22$ ). Sin embargo, al contrario que en los machos, obtuvimos que la grasa tiene un mayor efecto sobre el peso ( $\beta=0.513$ ) que el tamaño estructural ( $\beta=0.418$ ). Por otro lado,

encontramos que el efecto de las covariantes sobre el peso difiere entre poblaciones (test de paralelismo:  $F_{4,71}=4.639$ ,  $P=0.002$ )

## DISCUSIÓN

Se sabe que las condiciones nutricionales experimentadas en las fases tempranas del desarrollo afectan a la supervivencia y futuro éxito reproductor en numerosas aves (van Noordwijk et al., 1981; Gustafsson & Sutherland, 1988, Alatalo et al., 1990; Lindén et al. 1992, Haywood & Perrins, 1992). El tamaño y el peso, así como la tasa de crecimiento de las aves, están determinados por las diferentes condiciones a que se encuentran sometidos los pollos durante su desarrollo (James, 1983; Johnston, 1993; Rhymer, 1992; Gebhardt-Henrich & van Noordwijk, 1994). Estos factores pueden ser tan diversos como, por ejemplo, la disponibilidad y abundancia de alimento, las condiciones meteorológicas, la edad y experiencia de los padres, el tamaño de la nidada y, en términos generales, la calidad del hábitat (ver para una revisión, Ricklefs, 1983; O'Connor, 1984). La abundancia y/o calidad de alimento puede producir, por ejemplo, un desarrollo más rápido de los pollos y/o un mayor tamaño final (Berthold, 1976; Boag, 1987; van Noordwijk *et al.*, 1988; Geist, 1987; Baker, 1992). Dentro de este contexto, podríamos esperar que en la región Mediterránea, donde la productividad y la eventual abundancia de insectos depende de las precipitaciones (Mooney, 1981), las aves de los ambientes más xéricos tengan un peor desarrollo, menor tamaño y peso, que las de sectores más lluviosos (Martin & Bellot, 1990). Esto podría explicar el menor tamaño de las Curruca mediterráneas frente a las centroeuropeas (Cramp, 1992). En nuestro caso, sin embargo, los patrones de variación entre localidades del peso y tamaño no son coincidentes en los machos ya que las poblaciones varían en peso sin hacerlo en tamaño,

mientras que en los jóvenes no se detectan efectos de la localidad en ninguno de los dos parámetros. Este resultado nos hace pensar que las Currucas de las tres localidades de estudio llegan al final de su desarrollo en las mismas condiciones a pesar de saber que en el medio más seco, la localidad de Madrid, las Currucas se encuentran sometidas a mayores niveles de estrés en la estancia en el nido (Carbonell & Tellería, 1998a) y primeros días de volanderos (Carbonell & Tellería, 1998c).

Los resultados de este trabajo muestran que las variaciones de peso afectan básicamente a los adultos y que estas diferencias no serán debidas a una mejor calidad intrínseca de los individuos de Álava, ya que no encontramos diferencias de tamaño entre las Currucas de las tres poblaciones de estudio. Es improbable, por tanto, que se estén produciendo migraciones de los individuos de peor calidad fenotípica de las localidades más húmedas hacia los medios más xéricos. Por tanto, las diferencias de peso en los machos será un reflejo de la distinta calidad de los hábitats durante el período de cría (Silverin, 1981; Askenmo, 1982). Estos resultados contrastan, en parte, con los obtenidos sobre Herrerillos Comunes (*Parus caeruleus*) en mosaicos de hábitats mediterráneos, donde se ha encontrado que tanto los jóvenes como los adultos son más pequeños y pesan menos en los bosques más secos (Dias *et al.*, 1994; Dias & Blondel, 1996). Estos resultados, interpretados por los autores como una inadaptación de la especie a estos medios xéricos, coinciden bien con la hipótesis del efecto de las condiciones durante el crecimiento en el tamaño y peso final de los individuos. Por tanto, nos encontramos con dos formas diferentes en el efecto de la calidad del hábitat sobre la condición física de las poblaciones. Las Currucas podrán amortiguar las peores condiciones aumentando el esfuerzo en la reproducción, obteniendo jóvenes de iguales características en las distintas localidades, que podrían tener similar éxito reproductor, si,

como mostraron Haywood & Perrins (1992) con *Poephila guttata* y con *Parus major*, el peso de los jóvenes volanderos determinará el futuro rendimiento reproductor. En esta línea, el inter-anual costo reproductivo (ver Gustafsson & Sutherland, 1998), donde un alto esfuerzo en la reproducción en un año tiene un efecto negativo en el esfuerzo reproductor de los siguientes, es el precio que pueden estar pagando los adultos de los medios más xéricos para sacar adelante jóvenes volanderos con una condición física adecuada.

En resumen, las Curruca de los medios más xéricos parecen llegar al final de su desarrollo en las mismas condiciones que las de otros medios más adecuados para la especie a costa de un mayor desgaste de los adultos en su cría, a pesar de encontrarse los jóvenes sometidos a peores condiciones como indican otros índices de condición física. Estos resultados son congruentes con la hipótesis de una peor calidad de los medios más térmicos y secos de la Región Mediterránea para las aves forestales paleárticas.

AGRADECIMIENTOS: A C. L. Alonso y B. J. Parra por su ayuda en el trabajo de campo. E. Virgós, J. T. García, J. Pérez-Tris, J. Delgado y T. Santos revisaron y mejoraron las versiones preliminares del trabajo aportando valiosas sugerencias. La Diputación Foral de Álava y la Agencia de Medio Ambiente de Madrid nos concedieron los permisos para las capturas. Este trabajo es una contribución al proyecto "Relaciones entre fragmentación forestal y biología de vertebrados terrestres" (PB92-0238) de la Dirección General de Investigación Científico y Técnica del MEC.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALATALO, R. V., GUSTAFSSON, L. & LUNDBERG, A. 1990. Phenotypic selection on heritable size traits: environmental variance and genetic response. *American Naturalist*, 135: 464-471.
- ASKENMO, C. 1982. Clutch size flexibility in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea*, 70: 189-196.
- BAKER, A. J. 1992. Genetic and morphometric divergence in ancestral European and descendent New Zealand populations of Chaffinches (*Fringilla coelebs*). *Evolution*, 46: 1784-1800.



- BEDNEKOFF, P. A. & KREBS, J. R. 1995. Great Tit fat reserves: effects of changing and unpredictable feeding day length. *Functional Ecology*, 9: 457-462.
- BERTHOLD, P. 1976. Über den einfluss der fettdeposition auf die zugunruhe bei der Gartengrasmücke *Sylvia atricapilla*. *Die Vogelwarte*, 28: 263-266.
- BERTHOLD, P. & QUERNER, U. 1982. Genetics basis of moult, wing length, and body weight in a migratory bird species, *Sylvia atricapilla*. *Experientia*, 38: 801-802.
- BLEM, C. R. 1990. Avian energy storage. *Current Ornithology*, 7: 59-113.
- BOAG, P. T. 1987. Effects of nestling diet protein on growth and adult size on zebra finches *Poephila guttata*. *Auk*, 104: 155-166.
- BUSSE, P. & KANIA, W. 1970. Operation Baltic 1961-1967 working methods. *Acta. Orn.*, 12: 231-267.
- CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1998a. Increasing asymmetry of tarsus length in three populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* as related to proximity to range boundary. *Ibis*, 140: 145-147.
- CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1998b. Selección y uso del hábitat por cinco poblaciones ibéricas de Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*). *Ardeola*, 45: 1-10.
- CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1998c. Feather traits and ptilochronology as indicators of stress in iberian Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Bird Study* 00: 000-000.
- CRAMP, S. (Ed.). 1992. *The Birds of the Western Palearctic Vol. VI*. Oxford University Press. Oxford.
- CUADRADO, M., RODRÍGUEZ, M. & ARJONA, S. 1989. Fat and weight variations of blackcaps wintering in southern Spain. *Ringing & Migration*, 10: 89-97.
- DIAS, P. C., MEUNIER, F., BELTRA, S. & CARTAN-SON, M. 1994. Blue tits in mediterranean habitats mosaics. *Ardea*, 82: 363-372.
- DIAS, P. C. & BLONDEL, J. 1996. Breeding time, food supply and fitness components of Blue Tits *Parus caeruleus* in Mediterranean habitats. *Ibis*, 138: 644-649.
- EKMAN, J. B. & HAKE, M. K. 1990. Monitoring starvation risk: adjustments of body reserves in Greenfinches, *Carduelis chloris*, during periods of unpredictable foraging success. *Behavioural Ecology*, 1: 62-67.
- FREEMAN, S. & JACKSON, W. M. 1990. Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. *Auk*, 107: 69-74.
- GEBHARDT-HENRICH, S. G. & NOORDWIJK, A. J. VAN. 1994. The genetical ecology of nestling growth in the Great Tit. Environmental influences on the expression of genetic variances during growth. *Functional Ecology*, 8: 469-476.
- GEIST, 1987. Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 1035-1038.
- GUSTAFSSON, L. & SUTHERLAND, W. J. 1988. The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature*, 335: 813-817.
- HAYWOOD, S. & PERRINS, C. 1992. Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? *Proceeding of the Royal Society of London, B*. 249: 195-197.
- HURLY, T. A. 1992. Energetic reserves of marsh tits (*Parus palustris*): food and fat storage in response to variable food supply. *Behavioural Ecology*, 3: 181-188.
- JAMES, F. C. 1983. Environmental component of morphological differentiation in birds. *Science*, 221: 184-186.
- JOHNSTON, R. D. 1993. Effects of diet quality on the nestling growth of a wild insectivorous passerine, the house martin *Delichon urbica*. *Functional Ecology*, 7: 255-266.

- LEHIKONEN, E. 1987. Seasonality of the daily weight cycle in wintering passerines and its consequences. *Ornis Scandinavica*, 18: 216-226.
- LINDÉN, M., GUSTAFSSON, L. & PÄRT, T. 1992. Selection on fledging mass in the collared flycatcher and the great tit. *Ecology*, 73: 336-343.
- MARTIN, L. & BELLOT, M. D. 1990. Variation in morphology, laying date and clutch size between non-Mediterranean and Mediterranean Blue tits. - In: Blondel, J., Gosler, A., Lebreton, J. D. and McCleery, R. (eds). *Population Biology of Passerines Birds. An Integrated Approach*. Nato ASI Series, Springer-Verlag, Berlin, pp: 157-164.
- MOONEY, H. A. 1981. Primary production in Mediterranean Region. En, di Castri, F., Goodall, D. W., Specht, R. L. (Eds.). *Ecosystems of the World 11. Mediterranean type shrublands*. Elsevier, Amsterdam. Holland.
- MORENO, J. 1989. Strategies of mass change in breeding birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, B, 37: 297-310.
- NORMAN, S. C. 1997. Juvenile wing shape, wing moult and weight in the family Sylviidae. *Ibis*, 139: 617-630.
- O'CONNOR, R. J. 1984. *The growth and development of birds*. John Wiley and Sons. Chichester.
- PASCUAL, J. & SENAR, J. C. 1996. What are different biometric measurements of avian body size actually measuring? *Butlletí del Grup català d'anellament*, 13: 1-8.
- PIERSMA, T. & DAVIDSON, N. C. 1991. Confusions of Mass and Size. *Auk*, 108: 441-444.
- PURROY, F. J. (Coor.) 1997. *Atlas de las aves de España*. Sociedad Española de Ornitología. Lynx Edicions. Barcelona.
- RHYMER, J. M. 1992. An experimental study of geographic variation in avian growth and development. *Journal of Evolutionary Biology*, 5: 289-306.
- RICKLEFS, R. E. 1983. Avian postnatal development. *Avian Biology*, 7: 1-83.
- RISING, J. D. & SOMERS, K. M. 1989. The measurement of overall body size in birds. *Auk*, 106: 666-674.
- SILVERIN, B. 1981. Reproductive effort, as expressed in body and organ weights, in the Pied Flycatcher. *Ornis Scandinavica*, 12: 133-139.
- STATSOFT, INC. 1996. *STATISTIC for windows (Computer program manual)*. Tulsa.
- SVENSSON, L. 1992. *Identification guide to European passerines*. 4th ed. L. Svensson. Stockholm.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1993. Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian Forests: does abundance decrease near the border? *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- ZINK, R. M. & REMSEN, J. V. 1986. Evolutionary process and patterns of geographic variation in birds. *Current Ornithology*, 4: 1-69.
- VAN NOORDWIJK, A. J., VAN BALEN, J. H. & SCHARLOO, W. 1988. Heritability of body size in a natural population of the Great Tit (*Parus major*) and its relation to age and environmental conditions during growth. *Genet. Res. Cambridge*, 51: 149-162.

TABLA 1

Coeficientes de correlación (normalización Varimax) entre las variables morfométricas y los dos factores del análisis de componentes principales. Tamaño de muestra 211.

*[Correlations coefficients (Varimax normalised) between the individual variables of morphometrics traits and the two factors obtained in the principal components analysis of body size. Sample size 211.]*

	CP1	CP2
Tarso [ <i>Tarsus</i> ]	0.234	0.401
Long. Pico [ <i>Long. bill</i> ]	-0.193	0.828
Culmen [ <i>Culmen</i> ]	0.221	0.706
Cola [ <i>Tail</i> ]	0.882	0.079
Ala [ <i>Wing</i> ]	0.897	0.119
Autovalor [ <i>eigenvalue</i> ]	1.72	1.365
% Varianza [% <i>variance</i> ]	0.345	0.273

TABLA 2

Valores medios ( $\pm$  e.s) en las tres localidades del peso (g), grasa y los dos componentes CP1 y CP2, obtenidos del análisis del tamaño (Tabla 1) para machos (M) y jóvenes (J). Tamaño de la muestra entre paréntesis (M/J).

*[Morphometrics features of Blackcaps in the three study localities, weight (g), fat and two principal components provided by Principal Components Analysis of bird size (Table 1), are show for males (M) and young (J). Mean  $\pm$  s.e. Sample size in bracket]*

		Álava (24/56)	Guadarrama (19/24)	Madrid (21/22)
Peso [ <i>Weight</i> ]	M	16.74 $\pm$ 0.14	16.16 $\pm$ 0.27	16.01 $\pm$ 0.23
	J	16.40 $\pm$ 0.18	15.84 $\pm$ 0.22	16.18 $\pm$ 0.18
Grasa [ <i>Fat</i> ]	M	1.93 $\pm$ 0.22	1.21 $\pm$ 0.24	1.55 $\pm$ 0.23
	J	2.09 $\pm$ 0.16	1.65 $\pm$ 0.23	1.82 $\pm$ 0.23
CP1	M	-0.13 $\pm$ 0.19	-0.44 $\pm$ 0.21	0.07 $\pm$ 0.22
	J	0.11 $\pm$ 0.14	-0.12 $\pm$ 0.18	0.44 $\pm$ 0.18
CP2	M	0.37 $\pm$ 0.15	0.27 $\pm$ 0.21	0.31 $\pm$ 0.27
	J	-0.43 $\pm$ 0.12	-0.43 $\pm$ 0.18	-0.29 $\pm$ 0.17



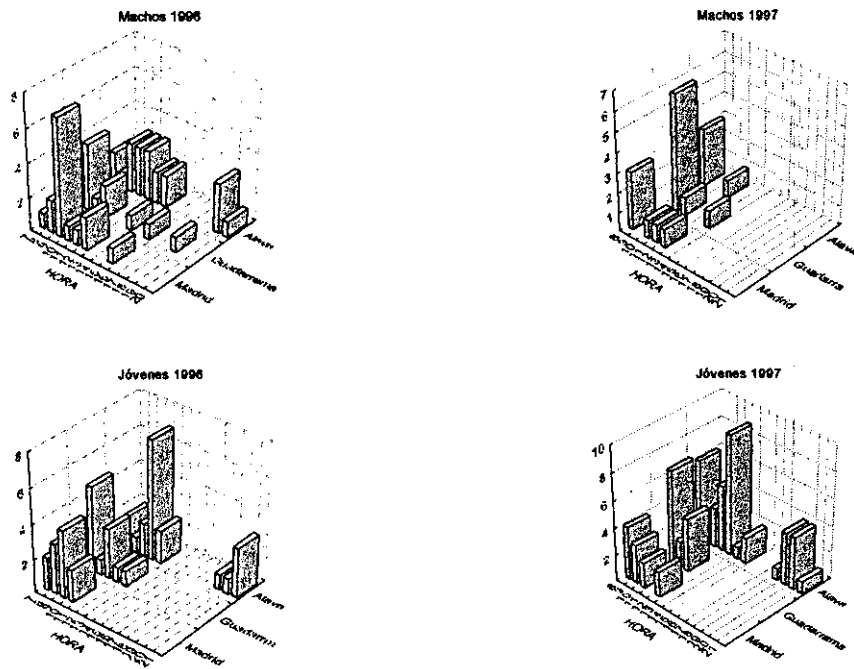


FIGURA 1. Número de machos y jóvenes capturados por horas en las tres localidades de estudio.

*[Distribution of the number of captured males and young by hours and study years.]*

*Capítulo 7*

**CONDICIÓN FÍSICA DE POBLACIONES MARGINALES DE  
CURRUCAS CAPIROTADAS (*Sylvia atricapilla*) IBÉRICAS**

*Body condition in marginal population of Iberian Blackcaps (*Sylvia atricapilla*).*

RESUMEN. *Condición física de poblaciones marginales de Currucas Capirotadas* (*Sylvia atricapilla*) *ibéricas*. En este trabajo analizamos diferentes indicadores de condición física (asimetría fluctuante del tarso, bandas de crecimiento de las plumas y peso) en Currucas Capirotadas de cinco localidades distribuidas entre la fracción migradora y sedentaria de la población Ibérica. La fracción sedentaria parece encontrarse aislada del grueso de la población de la especie, al mantener caracteres morfológicos y biológicos diferentes. Se compara la condición física de las Currucas que ocupan el centro de la Península Ibérica, periféricas de la fracción migradora de la especie, con las sedentarias. Para controlar el efecto del hábitat en las dos áreas mediterráneas, se seleccionaron en cada una bosques de montaña y bosques de ribera, con el fin de abarcar, en lo posible, la diversidad de hábitats ocupados por la especie. Además, comparamos la condición física de las Currucas sedentarias con las de una población situada en la región Eurosiberiana (en condiciones más próximas al óptimo ecológico de la especie) para comprobar si se encuentran en similares condiciones. Las Currucas de los sotos tienen peor condición física que las de los bosques de montaña, por lo menos en lo que a los jóvenes se refiere. Los resultados obtenidos en los índices asociados al período de muda indican, sin embargo, que los adultos de los bosques de ribera mudan más rápido que en los bosques de montaña. Pese a las diferencias en la calidad de hábitats, nuestros resultados nos permiten apuntar que las Currucas sedentarias se encuentran en mejores condiciones que las Currucas migradoras mediterráneas, y en similares condiciones que las Eurosiberianas. Los resultados de este estudio refuerzan la idea de la diferenciación y adaptación de las Currucas sedentarias a los enclaves donde se encuentran acantonadas.

SUMMARY. *Body condition in marginal population of Iberian Blackcaps* (*Sylvia atricapilla*). This paper analyses the variation of several body condition indices (fluctuating asymmetry of tarsus length, feather growth bars and body weight) of Blackcaps *Sylvia atricapilla*, in five Iberian localities distributed inside the range of both migratory and sedentary population segments of the Iberian peninsula. The sedentary population seems to be isolated of the major migratory portion of species and has different biological and morphological features. In this work, we compared the body condition of migratory Blackcaps from central Iberia with sedentary populations from southern Iberia. We have also analysed the effect of forest habitat type by selecting two localities in each area; one in mountain forest and other in riparian forest. Finally, we compared the body condition of sedentary Blackcaps of southern forest with Blackcaps of forest of one Eurosiberian locality, where the environment are more similar to the optimal environment of the specie. Blackcaps of riparian forest were in worse condition than those in mountain forests at least with respect to young Blackcaps. Nevertheless, adults in riparian forest moulted faster than adults in mountain forest, likely because of a high food availability. Our results suggest that sedentary Blackcaps have better body condition than migratory Blackcaps in Mediterranean region, and have similar condition than Blackcaps occupying the Eurosiberian locality. The results of this study support the idea of that sedentary Blackcaps, in the more southern localities, are well adapted to environment.

## INTRODUCCIÓN

La Península Ibérica se encuentra en el extremo suroccidental del Paleártico y está ocupada por las regiones Eurosiberiana y Mediterránea. Dentro de la Península, la abundancia de muchas especies de aves forestales disminuye al aumentar la xericidad ambiental (Tellería & Santos, 1994), interpretándose como el resultado de la inadaptación de estas especies a la sequía estival mediterránea en el límite meridional de su distribución (Blondel, 1990; Santos & Tellería, 1995). De hecho, se ha observado que en algunas especies forestales se produce un creciente deterioro de su condición física y/o éxito reproductor en los sectores o bosques más secos (Blondel *et al.*, 1993; Dias, 1996; Carbonell & Tellería, 1998a, 1998b). Esta información concuerda con la idea de que las poblaciones asentadas en los sectores periféricos de su distribución se enfrentan a un creciente deterioro de las condiciones ambientales de las que dependen (Brown, 1984, 1995). La inadaptación de estas poblaciones periféricas se explicaría, en parte, porque el flujo de individuos procedentes de las áreas centrales, normalmente más pobladas, impide el desarrollo de procesos de adaptación en las áreas marginales (Hoffmann & Blows, 1994; Holt & Gaines, 1992; Holt & Gomulkiewicz, 1997; Kirkpatrick & Barton, 1997). Desde esta perspectiva, sólo aquellas poblaciones aisladas reproductivamente se adaptarían bien a las condiciones marginales.

Como muchos otros paseriformes forestales, la Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*) está ampliamente distribuida por el norte de la península Ibérica (Purroy, 1997), donde se dan las condiciones ambientales (clima, vegetación, etc.) típicas de la Región Eurosiberiana (Ozenda *et al.*, 1979). En la Región Mediterránea, sin embargo, la Curruca Capirotada presenta una distribución discontinua y fragmentada, ocupando ciertos sectores costeros húmedos, las montañas del interior y sus mesetas circundantes

donde se asocian sistemáticamente a los bosques de ribera (Díaz, *et al.*, 1994; Purroy, 1997). Aunque se considera que la mayor parte de la Península está ocupada por *Sylvia atricapilla heineken* (Cramp, 1992), hay dos morfotipos asociados a sus estrategias migradoras (Tellería & Carbonell, 1998). Las poblaciones migradoras de la mitad septentrional presentan rasgos morfológicos relacionados con una mayor capacidad de vuelo (alas más largas y puntiagudas) y con una mayor especialización en la dieta insectívora (picos más aguzados; ver Tellería & Carbonell, 1998). Las del sur, de carácter sedentario (Finlayson, 1981; Cuadrado, 1994), tienen alas más cortas y picos más gruesos. Dado que el comportamiento migrador de esta especie está determinado genéticamente (Berthold, 1991) y que los caracteres morfológicos antes mencionados son altamente heredables (Boag & Noordwijk, 1987), se podría pensar que las Currucas meridionales constituyen una población periférica diferenciada, tanto por su morfología como por su carácter sedentario, del grueso de la población migradora que cría en la mitad norte peninsular y buena parte de Europa central (Tellería & Carbonell, 1998).

La distribución de las densidades de la Curruca Capirotada en el gradiente ibérico parece confirmar la creciente inadaptación de la población migradora hacia los sectores más secos del centro peninsular (Tellería & Santos, 1993; Carbonell & Tellería, 1998a, 1998b), así como la aparente prosperidad de las Currucas sedentarias en los bosques húmedos del extremo sur (Tellería & Santos, 1993). No está claro, sin embargo, que la abundancia sea un fiel reflejo de la adecuación del hábitat (ver Van Horne, 1983; Bernstein *et al.*, 1991; Vickery *et al.*, 1992), por tanto, sería importante comprobar si otros índices corroboran tales patrones. La forma más adecuada de conocer el grado de adecuación del hábitat, en función de su localización geográfica, sería mediante el estudio de la tasa intrínseca de crecimiento de diferentes poblaciones (Caughley *et al.*

1988). El problema estriba en la dificultad de conseguir esta información con poblaciones silvestres, especialmente en las poblaciones periféricas si las densidades son bajas (ver Caughley *et al.* 1988). Hoffmann & Blows (1994) proponen el estudio de diferentes índices de condición física a nivel poblacional como alternativa a la estima de la tasa intrínseca de crecimiento y a otros parámetros demográficos.

En este trabajo vamos a estimar y a comparar la condición física de Currucas Capirotadas migradoras y sedentarias mediante tres índices (asimetría fluctuante del tarso, bandas de crecimiento de las plumas y peso) que reflejan la condición física de los animales en distintos momentos de período anual (estancia en el nido, muda y momento de captura). Si las poblaciones mediterráneas de las Currucas migradoras son periféricas respecto al grueso de la fracción migradora, y si la fracción sedentaria se encuentra aislada de la migradora, esperamos que las sedentarias tengan una condición física similar a las poblaciones migradoras norteñas y mejor que las migradoras periféricas.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Area de estudio*

Hemos seleccionado tres sectores que reflejan las condiciones en las que habitan las Currucas Capirotadas ibéricas. Uno de ellos en la región Eurosiberiana (*norte*) está representado por la localidad de Álava que utilizamos como control de las condiciones en la que habita el grueso de la especie. Los otros dos se ubican en la región Mediterránea con dos localidades cada uno (*centro*: Guadarrama y Madrid y *Sur*: Ojén y Tarifa). Con el fin de abarcar, en lo posible, la diversidad de hábitats ocupados por la especie en los dos sectores mediterráneos, se seleccionó en cada uno una localidad de bosques de montaña (Guadarrama y Ojén) y otra de bosques de ribera (Madrid y Tarifa).

En la Tabla 1 se describen sucintamente las características ambientales de los tres sectores de estudio (ver Carbonell & Tellería, 1998c para más detalles).

### *Capturas y medidas*

Entre finales de Mayo y Julio de 1996 y 1997, capturamos 305 Currucas con redes japonesas (Álava: 47 en 1996 / 52 en 1997; Guadarrama: 28/29; Madrid: 32/29; Ojén: 20/40; Tarifa: 12/21). En 1996 no capturamos jóvenes en las dos localidades del sur por lo que en 1997 repetimos el muestreo centrándonos principalmente en este grupo de edad. Cada Curruca fue pesada con una balanza digital (0.1 g de precisión) y se le midió la longitud de ambos tarsos (tarsometatarsos), la longitud del pico y su altura a nivel de las narinas con un calibre digital ( $0.01 \pm 0.02$  mm de resolución) y la longitud máxima del ala y la cola con una regla (0.5 mm de precisión; ver Svensson, 1992). Registramos, además, la edad y el sexo de cada individuo. Antes de ser liberadas, les quitamos la quinta rectriz derecha e izquierda, para ser estudiada en el laboratorio.

### *Índices de condición corporal*

*Asimetría fluctuante (AF) de la longitud del tarso* (tarsometatarso). Cuantifica pequeñas desviaciones aleatorias sobre la simetría perfecta, debidas a la incapacidad de los individuos a llevar a cabo un desarrollo armónico de sus rasgos bilaterales (Van Valen, 1962). Es considerada como una estima indirecta de la eficacia biológica de los individuos (Soulé, 1967; Hoffmann & Parsons, 1991; Clarke, 1995; Leung & Forbes, 1996) y ha sido utilizada para comparar niveles de estrés entre poblaciones centrales y marginales (Parsons, 1992). Analizamos la asimetría en los tarsos por ser una estructura ósea que en los passeriformes de mediano tamaño termina su desarrollo durante su



estancia en el nido, siendo completo cuando los jóvenes salen del mismo (Alatalo & Lundberg, 1986; Potti & Merino, 1994 para paseriformes del mismo tamaño). Esta medida ya ha sido utilizada previamente en Currucas Capirotadas detectándose variaciones geográficas asociadas a poblaciones marginales (Carbonell & Tellería 1998a). La asimetría fue estimada como la diferencia entre la longitud del tarso derecho e izquierdo (ver para una aproximación similar Carbonell & Tellería, 1998a). Examinamos si los valores de la asimetría cumplían con los requisitos de la asimetría fluctuante (distribución normal con media cero) mediante *normal probability plots* (Statsoft, 1992) y el test de la *t* para una muestra (ver Swaddle *et al.*, 1994). Como la distribución de los valores se ajustan a una distribución normal (coeficiente de correlación de *normal probability plots*,  $r=0.97$ ,  $P<0.001$ ,  $n=166$ ) y su media no difería significativamente de cero ( $t_{165}=1.21$ ,  $P=0.23$ ), se asumió que la asimetría era fluctuante. Previamente hemos demostrado que las medidas de la asimetría son altamente repetibles (coeficiente de correlación intraclase,  $r_i=0.91$ ; ver Carbonell & Tellería, 1998a). Los valores absolutos de la asimetría tienen características de la mitad de una distribución normal, por lo que fueron normalizados mediante la transformación Box-Cox,  $AF'=(AF+0.03)^{0.009}$ , recomendada para normalizar datos con sesgo positivo que contienen ceros (Aitken *et al.*, 1989), donde  $AF'$  es la asimetría transformada,  $AF$  es la asimetría en valor absoluto ( $|D-I|$ ) y, 0.03 y 0.009 son los coeficientes recomendados para este tipo de variables (ver Swaddle *et al.*, 1994). Con esta transformación,  $AF'$  se ajusta a una distribución normal (coeficiente de correlación *normal probability plots*;  $r=0.98-0.99$ ,  $P<<0.001$  en las cinco localidades).

*Longitud de 10 bandas de crecimiento en las rectrices.* Este índice es una estimación de la tasa de crecimiento de la pluma. Dado que la velocidad de crecimiento de la pluma depende del alimento (Grubb, 1989, 1995), puede utilizarse como un índice de la calidad trófica del hábitat (Grubb & Cimprich, 1990; Grubb & Yosef, 1994; Carlson, 1998). Para calcularlo, medimos en el laboratorio la longitud total de diez bandas de crecimiento centradas entre el segundo y el tercer tercio de la bandera de la pluma (Grubb, 1989). Cada banda corresponde al crecimiento de un período de 24 horas (Brodin, 1993) por lo que la longitud de las diez bandas puede ser tratado como un indicador de la velocidad de crecimiento de la pluma. Como la longitud de estas bandas depende de la calidad y la cantidad de alimento de la que dispone el ave, es un buen indicador del estado nutricional del individuo en el período de crecimiento de la pluma (ver para una revisión Grubb, 1995). Como en otros muchos passeriformes, los adultos tienen una muda completa después de la reproducción, mientras que los jóvenes del año desarrollan sus plumas en los últimos días de estancia en el nido y en los primeros días de volanderos (Jenni & Winkler, 1994). Dado el diferente significado de las plumas como índice de estatus nutricional en adultos y jóvenes, y el desigual significado temporal, hemos analizado independientemente los dos grupos de edad.

*Peso.* Es ampliamente utilizado como índice de la condición física en aves (Blem, 1990) y, a diferencia de los anteriores, es un estimador de la condición del individuo en el momento de su captura. Para estudiar el peso como índice de condición física, es necesario controlar el efecto del tamaño del individuo (Meer & Piersma, 1994), por tanto, previamente calculamos un estimador del *tamaño estructural*. Mediante un análisis de componentes principales, realizado con todas las medidas corporales, podemos

obtener un factor que se asocie al tamaño del individuo (ver Rising & Sommers, 1989; Freeman & Jackson, 1990) y que sea independiente de las reservas energéticas y del estado físico del ave (Piersma & Davidson, 1991). Con dicho factor, incorporándolo en el análisis del peso como covariante, controlamos el efecto del tamaño sobre el mismo. El análisis del peso lo realizamos con las Currucas capturadas por la mañana (antes de las 14 horas) para evitar el efecto del ritmo diario sobre el peso, ya que el muestreo no se repartió por igual a lo largo del día en todas las localidades.

### *Análisis de datos*

Debido a las diferencias morfológicas entre adultos y jóvenes (Norman, 1997) y a la diferente interpretación que tienen las dos clases de edad (condición física de parentales y calidad de los jóvenes producidos), hemos analizado por separado los dos grupos. En primer lugar, hemos analizado los índices de condición física mediante ANOVAs multifactoriales, donde la localidad, el sexo (sólo en adultos) y el año de captura (1996 y 1997) fueron los factores de clasificación. En segundo lugar, y sobre los grupos homogéneos definidos en el análisis anterior, hemos analizado, mediante comparaciones planificadas (Statsoft, 1992), los tres efectos específicos objeto del presente estudio. El efecto de la calidad del hábitat comparando los bosques montanos con los de llanura asociados a los ríos (bosque-sotos: Guadarrama-Ojén vs Madrid-Tarifa). Por otro lado, hemos comparado los índices de condición física entre los dos sectores mediterráneos, las migradoras del centro de la Península con las sedentarias del sur (centro-sur: Guadarrama-Madrid vs Ojén-Tarifa). Por último, comparamos la condición física de las Currucas sedentarias que habitan el medio forestal (Ojén) con las que viven en Álava (Álava/Ojén; de aquí en adelante contraste norte/sur). Como no

tenemos datos en 1996 de jóvenes en las localidades meridionales, hicimos previamente un análisis del efecto año con las tres poblaciones migradoras. En el caso de detectar efecto del año, los análisis posteriores se realizaron únicamente con los datos de 1997, en caso contrario utilizamos el total de los datos.

## RESULTADOS

### *Asimetría fluctuante de la longitud del tarso*

Los adultos no presentaron diferencias significativas en ninguno de los tres factores considerados (localidad, sexo y año; ANOVA:  $P > 0.15$  en todos los casos). No se encontraron diferencias significativas entre centro/sur, ni norte/sur (ver Tabla 2). Se observó, sin embargo, un efecto marginal del hábitat, con mayores niveles de asimetría en las Currucas de los sotos (ver Fig. 1). En el caso de los jóvenes, no se encontraron diferencias entre años en las tres poblaciones migradoras ( $F_{1,131}=0.12$ ,  $P=0.73$ ; interacción año x localidad  $F_{2,131}=0.09$ ,  $P=0.91$ ). Tampoco se encontraron diferencias entre hábitats, ni entre centro/sur, aunque los jóvenes de Currucas de Ojén presentaron niveles de asimetría significativamente superior que los de Vitoria (Tabla 2; ver Fig. 2).

### *Longitud de 10 bandas de crecimiento en las rectrices*

Los adultos presentaron diferencias significativas en la longitud de las bandas entre localidades ( $F_{4,136}=4.07$ ,  $P=0.004$ ) y años ( $F_{1,136}=16.69$ ,  $P<0.001$ ), con interacción entre ambos factores ( $F_{4,136}=6.15$ ,  $P=0.001$ ; ver Fig. 1) pero no entre machos y hembras ( $F_{1,136}=0.24$ ,  $P=0.63$ ). Al analizar por separado los dos años, encontramos que, mientras en 1996 no se detectaron diferencias en las tres comparaciones consideradas (Tabla 2), en 1997 las hubo al reflejar un mayor crecimiento de las plumas en los sotos frente a los

bosques, en el sur frente al centro y en el norte frente al sur (Tabla 2, Fig. 1). En el caso de los jóvenes, se detectaron diferencias interanuales en el crecimiento de las plumas en las tres poblaciones nortañas ( $F_{1,122}=27.99$ ,  $P<0.001$ ; interacción año x localidad  $F_{2,122}=13.02$ ,  $P<0.001$ ; ver Fig. 2) por lo que sólo se analizaron los datos de 1997. Las plumas de los pollos crecieron más en los bosques que en los sotos y en el sur que en el centro, pero de forma similar en el norte y en el sur (ver Fig. 2).

### *Peso*

Previamente, obtuvimos un estimador del tamaño (CP1) que explicó un 38% de la varianza del conjunto de las variables corporales (ver Tabla 3). Este componente tuvo un efecto significativo sobre el peso tanto en adultos (efecto del CP1 como covariante en el ANCOVA del peso:  $F_{1,112}=31.03$ ,  $P<0.001$ ) como en jóvenes ( $F_{1,92}=10.02$ ,  $P=0.002$ ). El peso varió significativamente entre localidades ( $F_{4,112}=3.10$ ,  $P=0.018$ ) pero no entre años ( $F_{1,112}=0.68$ ,  $P=0.41$ ). Las hembras pesaron más que los machos ( $F_{1,112}=15.46$ ,  $P<0.001$ ), un rasgo conocido (ver Tellería & Carbonell, 1998) que nos llevó a analizar los datos por separado. Los machos no presentaron diferencias significativas en ninguna de los tres análisis específicos ( $P>0.1$  en todos los casos) mientras que las hembras pesaron más en el sur que en el centro y que en el norte, aunque no se encontraron diferencias entre hábitats (Tabla 2). En los jóvenes de las tres poblaciones nortañas no detectamos diferencias de peso entre años ( $F_{1,92}=0.63$ ,  $P=0.43$ ; interacción año x localidad  $F_{2,92}=0.85$ ,  $P=0.43$ ), pesando más en el sur que en el centro y norte pero sin encontrar diferencias entre hábitats (Tabla 2, ver Fig. 2).

## DISCUSIÓN

Se puede generalizar que las Currucas sedentarias parecen presentar mejor condición física que las Currucas migradoras del centro de la Península y en condiciones similares a las del norte.

Los resultados obtenidos en el presente estudio difieren según los índices utilizados. La asimetría refleja mayores niveles de estrés en los bosques de ribera, que parece ser el hábitat menos adecuado para la especie. Por otro lado, encontramos diferencias entre las localidades de Álava y Ojén, con valores superiores en la segunda, por tanto, podemos interpretar que las Currucas que habitan los bosques del sur peninsular se encuentran en peores condiciones ambientales que las del norte. Pero, a pesar de que este índice es lo suficientemente sensible para reflejar diferencias entre localidades, no sabemos exactamente a qué factores ambientales se asocia a diferencia del resto de índices estudiados. Las bandas de crecimiento de las plumas, por ejemplo, reflejan la calidad trófica de los hábitats donde las Currucas mudaron o donde crecieron, según se trate de adultos o de jóvenes. En este caso, los resultados reflejan, por un lado, las diferencias en la calidad del hábitat de muda entre años y, por otro, las diferencias entre localidades. Sería necesario, por tanto, la realización de otros estudios más específicos para conocer a qué factores son atribuibles las variaciones anuales en las bandas de crecimiento. Es especialmente interesante las diferencias encontradas entre los jóvenes de las distintas localidades, ya que en este grupo de edad, el estado nutricional va a incidir en la supervivencia durante la fase de juveniles y en su futuro éxito reproductor, efectos que han sido detectados en otras especies de aves (Gustafsson & Sutherland, 1988; Alatalo *et al.*, 1990; Lindén *et al.*, 1992; Haywood & Perrins, 1992). Dentro de la región Mediterránea, las Currucas que crían en los bosques montanos tendrán pollos en

mejores condiciones que las que crían en la vegetación de ribera, apoyando los resultados obtenidos con las asimetrías de los tarsos. Por otro lado, las Currucas sedentarias tendrán jóvenes en mejores condiciones que las Currucas del centro de la Península y en similares condiciones a los que crecen en el norte. Por tanto, la fracción sedentaria de las Currucas ibéricas parece igualmente adaptada a las condiciones de sus hábitats de cría que la población eurosiberiana estudiada. En el caso de los adultos, la interpretación es más compleja debido a las mayores longitudes de las bandas de las Currucas de Tarifa. Nuestros resultados apuntan a una muda más rápida en las Currucas de los bosques de ribera que en sus respectivos bosques de montaña. Es posible que las Currucas de estos medios, especialmente en la localidad de Tarifa, dispongan de mayor disponibilidad de recursos que las Currucas de sus respectivos bosques de montaña por la fructificación de los abundantes arbustos que hay en dichos bosques de galería (ver Carbonell & Tellería, 1998c).

La interpretación de los resultados obtenidos en el peso es más complicada. La constancia temporal y espacial del peso en hembras y jóvenes, pudiera estar reflejando una peculiaridad morfológica de la población de Currucas sedentarias. Pudiera ser, por ejemplo, una adaptación ecomorfológica relacionada con su sedentarismo en vez de un índice de condición corporal. Según esta hipótesis, las Currucas migradoras tenderían a presentar, a igualdad de tamaño, una menor masa corporal, manteniendo de éste modo menor carga alar las migradoras respecto a las sedentarias. Esta interpretación choca, sin embargo, con el hecho de que los machos no presentan diferencias significativas en el peso. Hay, además, otras evidencias que parecen apoyar las buenas condiciones tróficas de estas aves durante la reproducción. El tamaño de las Currucas sedentarias, sensiblemente mayor que el de las migradoras (Tellería & Carbonell, 1998), se ha

interpretado como una posible evidencia de una mejor alimentación de los pollos durante el desarrollo (Baker, 1992), aunque también podría ser otro carácter diferenciador de esta población sedentaria relacionado con la carga alar (Norberg, 1995).

En cualquier caso, lo más relevante de estos resultados concierne a la mejor condición de los jóvenes producidos en la población meridional frente a las del centro de la Península, ya que se trata de dos poblaciones mediterráneas alejadas del núcleo eurosiberiano y con patrones similares de ocupación del territorio (bosques de montaña y ríos), pero con notables diferencias morfológicas y biológicas. Estudios anteriores han demostrado que la población de Currucas migradoras del centro de España tiende a presentar una peor condición física que sus homólogas migradoras del norte (Carbonell & Tellería, 1998a, 1998b), por lo que estos resultados apoyan la idea de las precarias condiciones a las que se encuentran sometidas las aves de estos ambientes estacionales del centro peninsular. Puede aceptarse, por lo tanto, que son poblaciones marginales de la numerosa fracción migradora de la especie que, a diferencia de lo que ocurre con sus homólogas meridionales, muestran claras evidencias de inadaptación a las restrictivas condiciones del ambiente Mediterráneo. Por otro lado, la población meridional se ajusta a la idea de una trayectoria evolutiva independiente, idea que se ve respaldada por las diferencias morfológicas respecto a la población migradora (Tellería & Carbonell, 1998).

Queda por discutir, sin embargo, el origen y relaciones de ambas poblaciones. Es posible que, de cumplirse en esta especie el aludido aislamiento histórico en el que parecen haberse desarrollado desde el Pleistoceno las poblaciones ibéricas de ciertas aves (Baker, 1992; Baker *et al.*, 1990; Salomon, 1987; Merilä *et al.*, 1996), las Currucas migradoras procedan de las meridionales y reflejen en la morfología su adaptación a las periódicas migraciones hacia los hábitats estacionales de reproducción (Tellería &



Carbonell, 1998). Las áreas térmicas y húmedas del sur peninsular, que hoy ocupan las Currucas meridionales, estuvieron cubiertos de bosques durante las glaciaciones del Pleistoceno actuando como refugios de la fauna forestal (Frenzel, 1968). Gracias a la climatología húmeda de estos sectores costeros, los bosques parecen haberse defendido mejor de las ulteriores modificaciones humanas que los instalados en los sectores más secos de la Península. En este supuesto, las poblaciones de Currucas asentadas en los bosques húmedos y térmicos del sur de la Península Ibérica, podrían ser descendientes directos de aquellas que ocuparon estos reductos pleistocénicos antes de la recolonización estacional del Paleártico al final del Pleistoceno.

La población migradora de Currucas Capirotadas ibéricas serían un núcleo marginal de la población de Currucas migradoras del Paleártico occidental. La retirada de las glaciaciones y la creciente alteración humana del Mediterráneo habrían propiciado un avance hacia el norte del óptimo ecológico para la fracción migradora de la especie. Esta interpretación se apoyaría en su distribución, que está ligada a los ambientes húmedos a medida que nos aproximamos al extremo meridional de su distribución y a las evidencias de estrés en los sectores más xéricos (Carbonell & Tellería, 1998a, 1998b). Pero este gradiente de deterioro del hábitat no habría afectado a las poblaciones meridionales, acantonadas en los bosques atemperados y húmedos del extremo suroccidental del Paleártico, donde la especie parece haber mantenido rasgos morfológicos y biológicos peculiares, alcanzando altas densidades (Tellería & Santos, 1993) y donde, según evidencia nuestro estudio, parece presentar una condición corporal similar a la de poblaciones ubicadas en la región Eurosiberiana. Estas poblaciones marginales deberían considerarse, por lo tanto, entidades independientes del núcleo migrador.

## AGRADECIMIENTOS

A Emilio Virgós, Esteban Fernández y a Juan Antonio Delgado por la ayuda prestada en el análisis de los datos y por las continuas revisiones del trabajo. Este trabajo es una contribución al proyecto "Relaciones entre fragmentación forestal y biología de vertebrados terrestres" (PB92-0238) de la Dirección General de Investigación Científico y Técnica del MEC.

## BIBLIOGRAFÍA

- AITKEN, M., ANDERSON, D., FRANCIS, B. & HINDE, J. 1989. *Statistical Modelling in GLIM*. Oxford university Press, Oxford.
- ALATALO, R. V., GUSTAFSSON, L. & LUNDBERG, A. 1990. Phenotypic selection on heritable size traits: environmental variance and genetic response. *American Naturalist*, 135: 464-471.
- ALATALO, R.V. & LUNDBERG, A. 1986. Heritability and selection on tarsus length in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Evolution*, 40: 1454-1462.
- BAKER, A. J. 1992. Genetic and morphometric divergence in ancestral European and descendent New Zealand populations of Chaffinches (*Fringilla coelebs*). *Evolution*, 46: 1784-1800.
- BAKER, A. J., DENNISON, M., LYNCH, A. & LE GRAND, G. 1990. Genetic divergence in peripherally isolated populations of chaffinches in the Atlantic islands. *Evolution*, 44: 981-999.
- BERNSTEIN, C., KREBS, J. R. & KACELNIK, A. 1991. Distribution of birds amongst habitats: theory and relevance to conservation. En C. M. Perrins, J. D. Lebreton & G. J. M. Hirons (Eds.) *Bird population studies: relevance to conservation and management*. Oxford University Press, New York. pp: 317-345.
- BERTHOLD, P. 1991. Genetic control of migratory behaviour in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 254-257.
- BERTHOLD, P., WILTSCHKO, W., MILTENBERG, H. & QUERNER, U. 1990. Genetic transmission of migratory behaviour into a nonmigratory bird population. *Experientia*, 46: 107-108.
- BLEM, C. R. 1990. Avian energy storage. *Current Ornithology*, 7: 59-113.
- BLONDEL, J. 1990. Biogeography and history of forest bird faunas in the Mediterranean zone. En Keast, A. (ed) *Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities*. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 95-107.
- BLONDEL, J., DIAS, P. C., MAISTRE, M. & PERRET, P. 1993. Habitat heterogeneity in life-history variation of Mediterranean blue tits (*Parus caeruleus*). *Auk*, 110: 511-520.
- BOAG, P. T. & VAN NOORDWIJK, A. J. 1987. Quantitative genetics. En Cook, F. & Buckley, P. A. (eds). *Avian Genetics*. London Academic, pp: 45-78.
- BRODIN, A. 1993. Ratio-ptilochronology tracing radioactively labelled food in feathers. *Ornis Scandinavica*, 24: 167-173.
- BROWN, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 255-279

- BROWN, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press. Chicago.
- CARLSON, A. 1998. Territory quality and feather growth in the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*. *Journal of Avian Biology*, 29: 205-207.
- CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1998a. Increasing asymmetry of tarsus length in three populations of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) as related to proximity to range boundary. *Ibis*, 140: 145-147.
- CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1998b. Feather traits and ptilochronology as indicators of stress in iberian Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Bird Study* (en prensa)
- CARBONELL, R. & TELLERÍA, J. L. 1998c. Selección y uso del hábitat por cinco poblaciones ibéricas de Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*). *Ardeola*, 45: 1-10.
- CAUGHLEY, G., GRICE, D., BARKER, R. & BROWN, B. 1988. The edge of the range. *Journal of Animal Ecology*, 57: 771-785.
- CLARKE, G. M. 1995. Relationships between developmental stability and fitness: Application for conservation biology. *Conservation Biology*, 9: 18-24.
- COSTA, M., GARCÍA, M., MORLA, C. & SÁINZ, H. 1990. La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología, Fuera de Serie*, 1: 31-58.
- CUADRADO, M. 1994. Site-tenacity and life-time expectancy of resident and overwintering Blackcaps *Sylvia atricapilla* in the Mediterranean. *Ringing & Migration*, 15: 58-59.
- CRAMP, S. (ed) 1992. *The Birds of the Western Palaearctic*. Vol VI. Oxford University Press, Oxford.
- DIAS, P. C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 326-330.
- DÍAZ, M., MARTÍ, R., GÓMEZ-MANZANEQUE, A. & SÁNCHEZ, A. (red.) 1994. *Atlas de las Aves Nidificantes en Madrid*. Agencia de Medio Ambiente de Madrid-S.E.O. Madrid.
- FINLAYSON, J. C. 1981. Seasonal distribution, weights and fat of passerine migrants at Gibraltar. *Ibis*, 123: 88-95.
- FREEMAN, S. & JACKSON, W. M. 1990. Univariante metrics are not adequate to measure avian body size. *Auk*, 107: 69-74.
- FRENZEL, B. 1968. The Pleistocene vegetation of northern Eurasia. *Science*, 161: 637-649.
- GRUBB, T. C. 1989. Ptilochronology: feather growth bars as indicator of nutritional status. *Auk*, 106: 314-320.
- GRUBB, T. C. 1995. Ptilochronology. A review and prospectus. *Current Ornithology*, 12: 89-114.
- GRUBB, T. C. & CIMPRICH, D. A. 1990. Supplementary food improves the nutritional condition of wintering woodland birds: evidence from ptilochronology. *Ornis Scandinavica*, 21: 277-281.
- GRUBB, T. C. & YOSEF, R. 1994. Habitat-specific nutritional condition in loggerhead Shrikes (*Lanius ludovicianus*): evidence from ptilochronology. *Auk*, 111: 756-759.
- GUSTAFSSON, L. & SUTHERLAND, W. J. 1988. The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature*, 335: 813-817.
- HAYWOOD, S. & PERRINS, C. 1992. Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? *Proceeding of Royal Society of London*, B. 249: 195-197.

- HOFFMANN, A. A. & BLOWS, M. W. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 223-227.
- HOFFMANN, A.A. & PARSONS, P. A. 1991. *Evolutionary genetics and environmental stress*. Oxford. Oxford Univ. Press.
- HOLT, R. D. & GAINES, M. S. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology*, 6: 433-447.
- HOLT, R. D. & GOMULKIEWICZ, R. 1997. How does immigration influence local adaptation? A reexamination of a familiar paradigm. *American Naturalist*, 149: 563-572.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press, London.
- KIRKPATRICK, M. & BARTON, N. H. 1997. Evolution of a species' range. *American Naturalist*, 150: 1-23.
- LEUNG, B. & FORBES, M. R. 1996. Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: Effects of trait type as revealed by meta-analysis. *Ecoscience*, 3: 400-413.
- LINDÉN, M., GUSTAFSSON, L., & PÄRT, T. 1992. Selection on fledging mass in the collared flycatcher and the great tit. *Ecology*, 73: 336-343.
- MEER, J. & PIERSMA, T. 1994. Physiologically inspired regression models for estimating and predicting nutrient stores and their composition in birds. *Physiological Zoology*, 67: 305-329.
- MERILÄ, J. BJÖRKLUND, M. BAKER, A. J. 1996. Genetic population structure and gradual northward decline of genetic variability in the greenfinch (*Carduelis chloris*) *Evolution*, 50: 2548-2557.
- MOREAU, R. E. 1954. The main vicissitudes of the European avifauna since the Pliocene. *Ibis*, 96: 411-431.
- NORBERG, U. M. 1995. How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology*, 9: 48-54.
- NORMAN, S. C. 1997. Juvenile wing shape, wing moult and weight in the family Sylviidae. *Ibis*, 139: 617-630.
- OZENDA, P., NOIRFALISE, A. & TRAUTMANN, W. 1979. *Carte de la végétation des états membres du Conseil de l'Europe*. Conseil de l'Europe, Strasbourg.
- PARSONS, P.A. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity*, 68: 361-364.
- PEÑALBA, M. C. 1994. The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology*, 82: 815-832.
- PIERSMA, T. & DAVIDSON, N. C. 1991. Confusion of mass and size. *Auk*, 108:441-443.
- POTTI, J. & MERINO, S. 1994. Heritability estimates and maternal effects on tarsus length in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Oecologia*, 100: 331-338.
- PURROY, F. J. (Coor.). 1997. *Atlas de las Aves de España*. Lynx Edicions. Barcelona.
- RISING, J. D. & SOMERS, K. M. 1989. The measurement of overall body size in birds. *Auk*, 106: 66-674.
- SALOMON, M. 1987. Analyse d'une zone de contact entre deux formes parapatriques: cas des poullets veloces *Phylloscopus collybita collybita* et *P. c. brehemii*. *Rev. Ecol. Terre Vie*, 42: 377-420.
- SANTOS, T. & TELLERÍA, J. L. 1995. Global environmental change and the future to mediterranean forest avifauna. En J. M. Moreno & W. C. Oechel (Eds.) *Global change and Mediterranean-Type ecosystems*. Springer, New York.

- SOULÉ, M. E. 1967. Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard. *American Naturalist*, 101: 141-160.
- STATSOFT, INC. 1996. *STATISTICA for Windows (Computer program manual)*. Tulsa.
- SVENSSON, L. 1992. *Identification guide to European passerines*. 4th ed. L. Svensson. Stockholm.
- SWADDLE, J. P., WITTER, M. S. & CUTHILL, I. C. 1994. The analysis of fluctuating asymmetry. *Animal Behaviour*, 48: 986-989.
- TELLERÍA, J. L. & CARBONELL, R. 1998. Morphometric variation of five Blackcap (*Sylvia atricapilla*) populations. *Journal of Avian Biology* 29: 000-000.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1993. Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian Forests: does abundance decrease near the border? *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study*, 41: 161-169.
- VAN HORNE, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*, 47: 893-901.
- VAN VALEN, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, 16: 125-142.
- VICKERY, P. D., HUNTER, M. I. & WELLS, J. V. 1992. Is density an indicator of breeding success? *Auk*, 109: 706-710.

Tabla 1

Localización, altitud (m.s.n.m.), características de los bosques y condiciones climáticas de las cinco localidades de estudio. Precipitaciones (mm), temperaturas (°C) máximas y temperaturas medias, entre los meses de Abril a Julio para el periodo indicado.

[Location, mean elevation, precipitation (mm), maximum and mean temperatures (°C), and forest characteristic of the five study localities. Climatic dates are monthly means between April and July for the period recorded in the table.]

	NORTE	CENTRO		SUR	
	Álava	Guadarrama	Madrid	Ojén	Tarifa
Situación	42°55'N 2°29'W	40°54'N 3°53'W	40°30'N 3°40'W	36°01'N 5°36'W	36°01'N 5°36'W
Periodo	1963-1997	1961-1996	1953-1997	1965-1994	1945-1996
n° de años	33	22	44	30	49
Altura (m.s.n.m)	620	1100	600	250	0-5
Precipitación	247.1	243.4	135.4	179.9	97.4
T máxima	20.02	19.96	24.58	22.38	20.80
T media	14.03	13.39	18.10	18.28	18.49
Tipo de bosque	Mixto de <i>Quercus faginea</i> , <i>Q. robur</i> , <i>Acer campestre</i> entre campos de cultivos.	Mixto de <i>Q. pyrenaica</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> entre prados de siega	Ripario con <i>Salix</i> spp., <i>Populus nigra</i> , <i>Ulmus minor</i> cruzando encinares y pastos	Mixto de <i>Q. suber</i> y <i>Q. canariensis</i>	Ripario con <i>Salix</i> spp., <i>Nerium oleander</i> cruzando pastizales

Tabla 2

Resultados de los contrastes planificados realizados sobre los índices de condición física de adultos y jóvenes. Efectos específicos: Hábitat (Guadarrama+Ojén/Madrid+Tarifa), Centro/Sur (Guadarrama+Madrid/Ojén+Tarifa) y Norte/Sur (Álava/Ojén). AF: valores de la asimetría del tarso transformada. Bandas: anchura de diez bandas de crecimiento en la pluma.

[Results of planned comparisons used to contrast body condition indexes between adults and youngs. Specific effects: Habitat (Guadarrama+Ojén/Madrid+Tarifa), Centre/Southern (Guadarrama+Madrid / Ojén+Tarifa), Northern/Southern (Álava/Ojén). AF: values of fluctuating asymmetry of tarsus length transformed. Feather: length of ten growth bars of feather]

		HABITAT		CENTRO/SUR		NORTE/SUR	
	g.l. [d.f.]	F	P	F	P	F	P
<u>AF tarso [AF]</u>							
adultos [adults]	1,146	3.29	<b>0.072</b>	0.02	0.89	0.43	0.51
jóvenes [youngs]	1,131	2.40	0.12	0.53	0.82	4.35	<b>0.039</b>
<u>Bandas [Feather]</u>							
adultos 1996 [adults 1996]	1,136	0.062	0.804	0.003	0.958	0.879	0.35
adultos 1997 [adults 1997]	1,136	6.03	<b>0.015</b>	15.62	<b>0.001</b>	6.13	<b>0.01</b>
jóvenes 1997 [youngs 1997]	1,122	15.21	<b>&lt;0.001</b>	11.35	<b>0.001</b>	0.39	0.53
<u>Peso [Weight]</u>							
machos [males]	1,112	1.487	0.225	2.296	0.132	0.015	0.902
hembras [females]	1,112	0.0002	0.9	7.285	<b>0.008</b>	6.343	<b>0.01</b>
jóvenes [youngs]	1,92	0.04	0.84	14.38	<b>&lt;0.001</b>	9.02	<b>0.003</b>

TABLA 3

Coefficientes de correlación entre las variables morfológicas y los dos componentes obtenidos del análisis de componentes principales. Sólo aquellos con autovalores mayor a uno son mostrados. n=309.

*[Factor loadings of each morphometric variable in the two factors obtained in the principal components analysis. Only components with eigenvalues over 1 have been shown. n=309.]*

	CP1	CP2
Tarso/[Tarsus]	0.579***	0.254***
Pico/[Bill]	0.555***	0.591***
Culmen/[Culmen]	0.631***	0.391***
Cola/[Tail]	0.741***	-0.455***
Ala/[Wing]	0.570***	-0.673***
Autovalor/[Eigenvalue]	1.917	1.227
%Varianza/[% Variance]	38.34	24.53

\*\*\*: P<0.001.



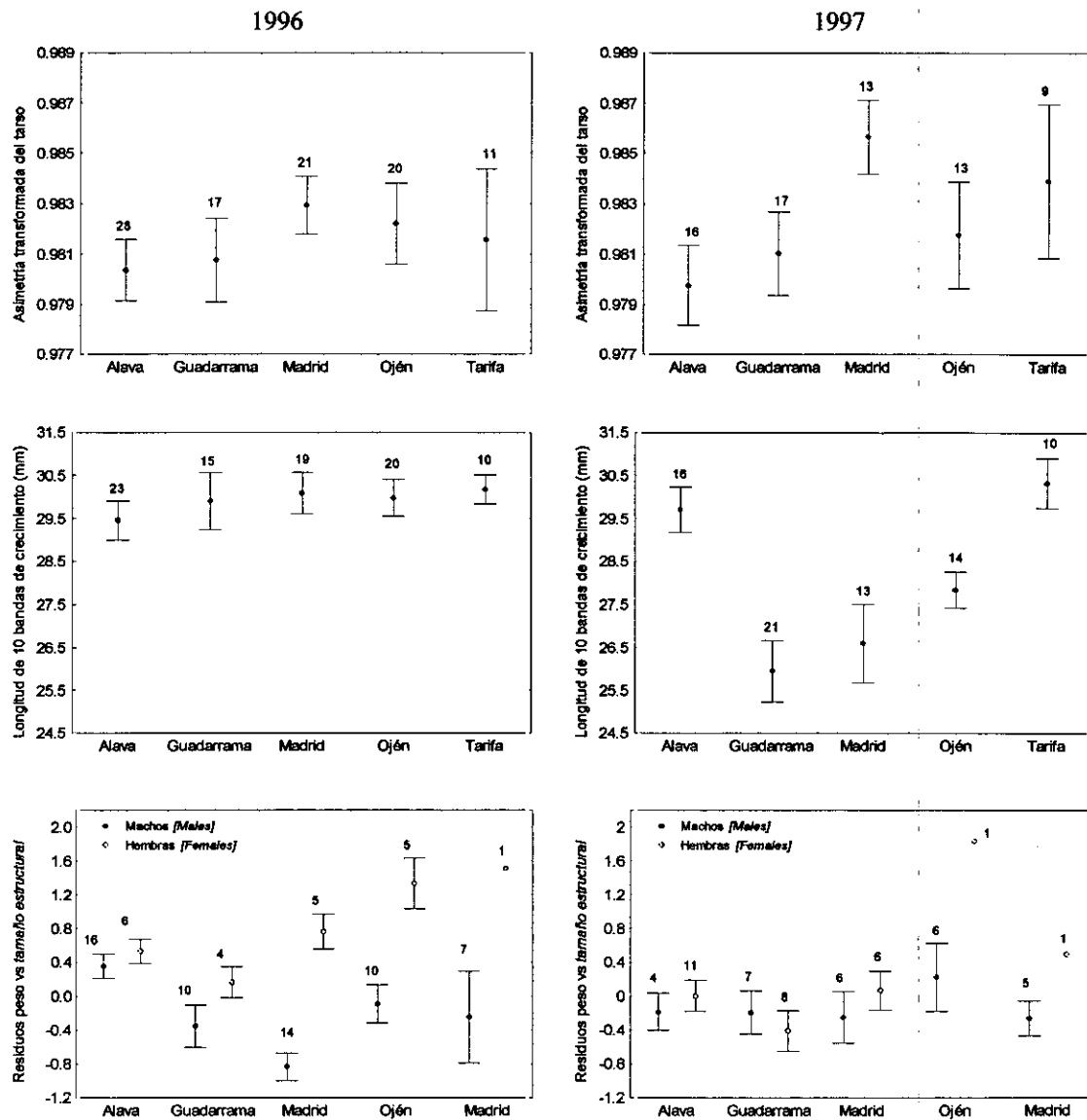


Fig. 1. Valores medios ( $\pm$  e.s.) en los adultos, de la asimetría fluctuante, de la longitud de diez bandas de crecimiento en las rectrices y del peso en 1996 y 1997 para las cinco localidades. En el caso del peso, se representan los residuos de la regresión entre el peso y el tamaño estructural ( $r^2=0.26$ ,  $F_{1,131}=46.14$ ,  $P<0.001$ ), diferenciando los dos sexos.

[Mean scores ( $\pm$  s.e.) of fluctuating asymmetry, length of ten growth bars of feathers, and body weight, for adults in 1996 and 1997 in five localities. Body weight is represented, by means of the residual of the regression between weight and structural size ( $r^2=0.26$ ,  $F_{1,131}=46.14$ ,  $P<0.001$ ). Sample sizes in each locality are shown.]

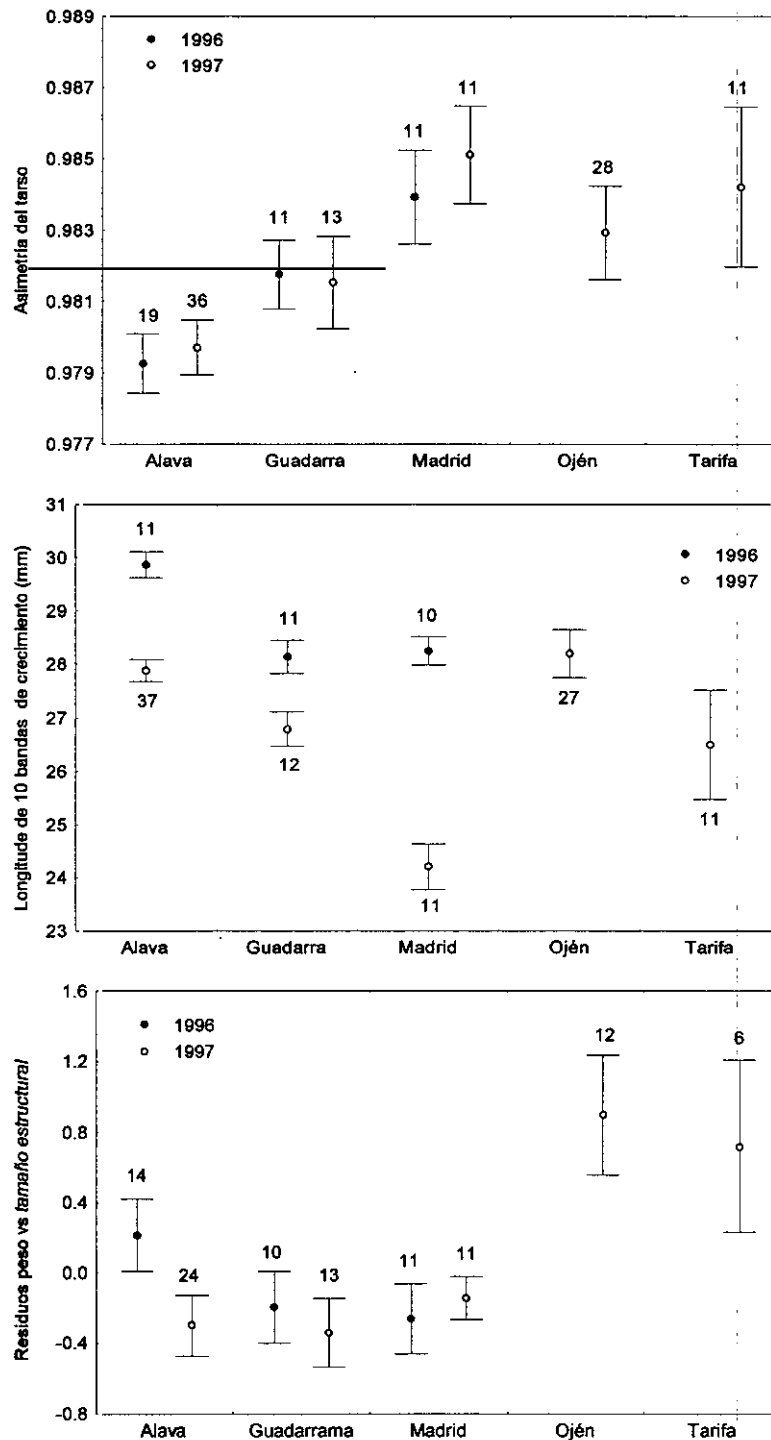


Fig. 2. Valores medios ( $\pm$  e.s.) en los jóvenes, de la asimetría fluctuante, la longitud de diez bandas de crecimiento y el peso, para las cinco localidades en 1997. En el caso del peso se representan los residuos de la regresión entre el peso y el tamaño estructural ( $r^2=0.20$ ,  $F_{1,99}=24.64$ ,  $P<0.001$ ).

[Mean scores ( $\pm$  s.e.) of fluctuating asymmetry, length of ten growth bars of feathers, and body weight, for youngs 1997. The weight is represented by means of the residual of the regression between weight and structural size ( $r^2=0.20$ ,  $F_{1,99}=24.64$ ,  $P<0.001$ ). Sample sizes in each locality are shown.]

## *Capítulo 8*

# **DISCUSION, CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS**

---

DISCUSIÓN, CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Los resultados obtenidos en los capítulos anteriores nos permiten responder alguno de los interrogantes con los que se inició esta Memoria Doctoral, dándonos pie, por otro lado, a plantear nuevas perspectivas de estudio. A lo largo de este capítulo intentaremos dar una visión integrada de lo aportado por esta Memoria, espigando, tanto los aspectos a nuestro juicio más sobresalientes, como aquellos otros que surgen despertando nuevas interrogantes.

En el Capítulo 2 estudiamos la selección de hábitat de nuestro organismo modelo en las cinco poblaciones de estudio. Lo más claro de los resultados fue la demostración de que las Currucas Capirotadas manifestaron los mismo patrones de selección de hábitat en todas las localidades estudiadas. Sus preferencias constantes les hacían reaccionar con la misma intensidad y en el mismo sentido a la desigual estructura de la vegetación de cada uno de los lugares estudiados. Esto parecía ilustrar una cierta homogeneidad inter-poblacional en lo que a la selección de hábitat se refiere. Además, la posibilidad de explicar buena parte de la varianza de la distribución de abundancias según la cobertura de ciertos arbustos típicos de suelos húmedos (*Rubus* spp.), parecía avalar la idea de que las Currucas Capirotadas ibéricas configuran una población con preferencias ecológicas similares, independientemente de su ubicación geográfica. La disminución de la especie a lo largo del gradiente ibérico, o sus máximos numéricos en ciertas sierras meridionales reflejo de un patrón multimodal (ej. Sierras de Cádiz, ver Tellería & Santos, 1993), no sería sino un reflejo de la desigual calidad del hábitat. Desde esta perspectiva, parece posible explicar la distribución ibérica de la especie mediante la hipótesis del nicho (Hutchinson & MacArthur, 1959; Brown, 1984).

Esta aparente uniformidad ecológica se quebró, sin embargo, en el Capítulo 3, al observar que las tres poblaciones norteñas difieren de las dos meridionales en rasgos morfológicos interpretables desde una perspectiva ecológica. Las diferencias en la forma del pico y en el tamaño de los tarsos, parecen poner en evidencia la existencia de sutiles diferencias en el uso del hábitat durante el período reproductor, que hemos interpretado en clave de una dieta más insectívora de las poblaciones norteñas. De ser correcta esta interpretación, la comentada uniformidad de las poblaciones en la selección del hábitat estaría matizada por variaciones en la dieta, que quizás también impliquen eventuales diferencias en el uso de los substratos de alimentación (Moreno & Carrascal, 1993), que nosotros no habíamos considerado en el Capítulo 2. No se trataría ya, por lo tanto, de poblaciones similares. Esta idea de las diferencias entre las poblaciones norteñas y las que ocupan el extremo sur peninsular se amplió, y corroboró, al considerar las diferencias morfológicas relacionadas con el vuelo. Las tres poblaciones septentrionales volvían a diferir de las dos meridionales al presentar alas más largas y apuntadas, y colas más cortas, que las dos meridionales. Estos son rasgos habitualmente relacionados con el carácter migrador de las poblaciones de aves (Marchetti *et al.* 1995. Mönkkönen, 1995) que, en nuestro caso, concuerdan con la información conocida sobre la distribución estacional de abundancia de las Currucas Capirotadas en el gradiente ibérico (Capítulo 3). Según esto, las poblaciones norteñas serían migradoras y las meridionales sedentarias o divagantes de ámbito local. Parecía quedar evidenciada, por lo tanto, la existencia de dos subpoblaciones en el gradiente de estudio, caracterizadas por una desigual respuesta a la estacionalidad de los hábitats de cría (migradoras y mas insectívoras vs sedentarias y más omnívoras) y diferenciadas por un número considerable de rasgos morfológicos externos. Sin embargo, nos falta profundizar en la posibilidad de aislamiento reproductor

entre las poblaciones migradoras y sedentarias. Diversas investigaciones han demostrado las bases genéticas del comportamiento migrador y su labilidad cuando, mediante retrocruzamientos, nuevos hábitos migratorios pueden evolucionar en un corto período de tiempo (ver para una revisión Berthold, 1991). Puede pensarse, por ello, que ambas poblaciones presentan un considerable aislamiento reproductor pese a la masiva irrupción de aves invernantes en las áreas ocupadas por la población sedentaria, con las que convivirán en simpatria desde Octubre hasta Marzo (Murillo & Sancho, 1969; Cantos, 1995).

Estos primeros resultados plantean ya un escenario interesante de abordar desde la perspectiva del estudio de poblaciones marginales. Para empezar, y analizando el comportamiento migrador de las Currucas Capirotadas paleárticas, nos encontramos con que las formas migradoras ibéricas pueden constituir poblaciones periféricas con respecto al grueso poblacional centroeuropeo (Cramp, 1992; Harrison, 1982). Si las formas sedentarias son diferentes de las migradoras y ocupan localidades todavía más marginales del área de distribución de la especie, pudiéramos encontrarnos ante un caso de diferenciación alopátrica de una población marginal. Si esto es cierto, debiéramos considerar como entidades independientes tanto a las formas migradoras como a las sedentarias. Esperaríamos, por lo tanto, que las poblaciones de aves migradoras asentadas en las localidades más meridionales y secas (Madrid) estén en peores condiciones que las localizadas más cerca de su óptimo ecológico (Álava) y, probablemente, también en peores condiciones que las aves sedentarias acantonadas en las localidades meridionales.

Los capítulos 4, 5 y 6 se han dedicado a corroborar tal predicción en las tres poblaciones septentrionales. Estos capítulos, en buena parte metodológicos, nos han

corroborado la idea de que las Currucas migradoras tienden a presentar una peor condición corporal en los sectores marginales. Desde esta perspectiva, parece cumplirse de nuevo la hipótesis del nicho, así como la propuesta incapacidad de estas poblaciones marginales para adaptarse a las condiciones extremas del borde de su área (Kirkpatrick & Barton, 1997). Incluso se podría especular, aunque no tenemos información fehaciente con la que soportar esta idea, con el carácter de sumidero de estos ambientes mediterráneos para la fauna forestal paleártica (Dias, 1996).

En el Capítulo 7, finalmente, hemos estudiado la condición corporal de las poblaciones sedentarias con respecto a las migradoras. A pesar del muy desigual significado (e incluso difícil interpretación; ej. asimetría fluctuante) de los índices utilizados, puede concluirse que las Currucas sedentarias están igual o mejor que las migradoras acantonadas en el sectores mediterráneos (Guadarrama y Madrid) y presentan una condición corporal parecida, en términos medios, a las Currucas del norte (Álava). Una primera interpretación, siguiendo los modelos teóricos de los procesos adaptativos en los límites de distribución (para una revisión ver Capítulo 1; Holt & Gomulkiewicz, 1997; Kirkpatrick & Barton, 1997), sería la aceptación del carácter adaptativo de las modificaciones morfológicas de estas poblaciones, que les permiten encajar bien en las condiciones de estos ambientes marginales. El problema está, en que tal interpretación ignora las propias condiciones ambientales en las que se desenvuelven estas poblaciones, así como las evidencias históricas que pudieran apoyarla. Por lo que concierne al primer aspecto, recordemos que no hay evidencias claras de especial inadecuación de estas localidades para la especie (Capítulo 2). Lo mismo podría concluirse de análisis efectuados a mayor escala, donde las precipitaciones modelizan especialmente bien la distribución del animal en el entorno ibérico (Tellería & Santos,

1993). Por lo que concierne al enfoque histórico, tal interpretación podría ser un auténtico dislate, dado que los bosques meridionales fueron refugios durante las glaciaciones en el Pleistoceno (Frenzel, 1968), desde donde la fauna volvió a recolonizar el norte de Europa al retirarse las glaciaciones (Harrison, 1982; Cooper *et al.*, 1995). Parece más lógico pensar que la fracción migradora de las Currucas ibéricas haya surgido de poblaciones similares a las actualmente acantonadas en los bosques húmedos del sur peninsular, desde donde se habrían extendido hacia el norte y no al revés. Esta interpretación encaja con la hipótesis más conocida sobre el origen del sistema migratorio paleártico (Moreau, 1954). Desde esta perspectiva, por lo tanto, las poblaciones sedentarias serían restos de las acantonadas desde el Pleistoceno en estos bosques del sudoeste peninsular, donde han logrado sobrevivir gracias a las peculiares condiciones de humedad, termicidad y frondosidad. Las migradoras, habrían iniciado la colonización de las mesetas ibéricas, traspasando tal vez los Pirineos para llegar a buena parte de Europa occidental (otros vertebrados lo han hecho, como el *Ursus arctos*. Ver Taberlet & Bouvet, 1994). Pero la retirada del óptimo ecológico hacia el norte, como consecuencia del progresivo avance de la climatología mediterránea, habría deteriorado las condiciones ambientales de aquellas poblaciones asentadas en los ambientes estacionales más secos (ver discusiones de los Capítulos 3 y 7). Por describirlo de una manera gráfica, se habría creado un territorio subóptimo para la especie entre las poblaciones sedentarias más septentrionales y las migradoras más meridionales.

Pensamos que todo lo expuesto hasta aquí abre nuevas líneas de investigación. Habría que analizar, en primer lugar, la filogeografía de la especie en el Paleártico occidental, para ver las eventuales relaciones entre las formas sedentarias del Mediterráneo occidental y Macaronesia con las migradoras de las mesetas ibéricas y



Europa occidental. También habría que analizar el estatus poblacional de muchas de las pequeñas poblaciones de aves sedentarias, previsiblemente fragmentadas y aisladas en enclaves óptimos y numéricamente reducidas con respecto a la fracción migradora. Y, por supuesto, parece obvio el interés de estudiar las interacciones entre las formas sedentarias y migradoras durante su coincidencia simpátrica en la cuenca mediterránea: sus eventuales diferencias en la selección de hábitat, en la dieta y en el comportamiento de búsqueda del alimento (recordemos su desigual morfología), así como sus interacciones reproductivas si las hubiera.

#### BIBLIOGRAFÍA

- BROWN, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 255-279.
- CANTOS, F. J. 1995. Migración e invernada de la Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*) en la península Ibérica. *Ecología*, 9: 425-433.
- CRAMP, S. (ed) 1992. *The Birds of the Western Palaearctic*. Vol VI. Oxford University Press, Oxford.
- COOPER, S. J. B., IBRAHIM, K. M. & HEWITT, G. M. 1995. Post-glacial expansion and genome subdivision in the European grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Molecular Ecology*, 4: 49-60.
- DIAS, P. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 326-330.
- BERTHOLD, P. 1991. Genetic control of migratory behaviour in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 254-257.
- FRENCHEL, B. 1968. The Pleistocene vegetation of northern Eurasia. *Science*, 161: 637-649.
- HARRISON, C. 1982. *An atlas of the birds of western palearctic*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- HUTCHINSON, G. E. & MACARTHUR, R. H. 1959. A theoretical ecological model of size distribution among species of animals. *American Naturalist*, 93: 117-125.
- HOLT, R. D. & GOMULKIEWICZ, R. 1997. How does immigration influence local adaptation? a reexamination of a familiar paradigm. *American Naturalist*, 149: 563-572.
- KIRKPATRICK, M. & BARTON, N. H. 1997. Evolution of a species' range. *American Naturalist*, 150: 1-23.
- MARCHETTI, K., PRICE, T. & RICHMAN, A. 1995. Correlates of wing morphology with foraging behaviour and migration distance in the genus *Phylloscopus*. *Journal of Avian Biology*, 26: 177-181.

- MÖNKKÖNEN, M. 1995. Do migrant birds have more pointed wings?: a comparative study. *Evolutionary Ecology*, 9: 520-528.
- MORENO, E. & CARRASCAL, L. M. 1993. Leg morphology and feeding postures in four *Parus* species: an experimental ecomorphological approach. *Ecology*, 74: 2037-2044.
- MOREAU, R. E. 1954. The main vicissitudes of the European avifauna since the Pliocene. *Ibis*, 96: 411-431.
- MURILLO, F. & SANCHO, F. 1969. Migración de *Sylvia atricapilla* y *Erithacus rubecula* en Doñana según datos de recaptura. *Ardeola*, 13: 129-137.
- TABERLET, P. & BOUVET, J. 1994. Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 255: 195-200.
- TELLERÍA, J. L. & SANTOS, T. 1993. Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border?. *Journal of Biogeography*, 20: 235-240.

